

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

E.A.P. DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESTUDIO MORFOLÓGICO Y MORFOMÉTRICO
DE UN FÓSIL DE CAMÉLIDO
(CETARTIODACTYLA: CAMELIDAE) EN LA
FORMACIÓN OCUCAJE (ICA, PERÚ)**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología

AUTOR

Olivia Melisa Del Alcazar Orosco

Lima – Perú

2014



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA ACADÉMICO PROFESIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESTUDIO MORFOLÓGICO Y MORFOMÉTRICO DE UN FÓSIL
DE CAMÉLIDO (CETARTIODACTYLA: CAMELIDAE) EN LA
FORMACIÓN OCUCAJE (ICA, PERÚ)**

Tesis para optar al Título Profesional de Biólogo con Mención en
Zoología

Bach. OLIVIA MELISA DEL ALCAZAR OROSCO

Asesor: Víctor Pacheco Torres, Ph.D.

Lima - Perú

2014

Dedicado a mi padre
Germán Del Alcázar,
quien sin palabras orientó
mi camino.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi familia, a mi madre y mis hermanos que me supieron apoyar y comprender en las decisiones académicas que tomé. Siempre estuvieron a mi lado, brindándome su respaldo en todo.

Agradezco a mi asesor el Dr. Víctor Pacheco por orientarme y enseñarme oportunamente en todo este proceso de investigación. Además de la paciencia y confianza brindada a lo largo de mi desempeño académico y profesional.

Gracias a los miembros del jurado de tesis, Mg. Dan Vivas, Blgo. José L. Pino y Blga. Nilda Oliveros, quienes estuvieron prestos a ayudarme en las revisiones preliminares de esta tesis.

Un agradecimiento especial al paleontólogo Rodolfo Salas, jefe encargado del Departamento de Paleontología del Museo de Historia Natural, quién aparte de brindarme material de estudio y ambiente de trabajo, me guió a lo largo de mi investigación, enseñándome con paciencia el quehacer paleontológico.

De igual manera, agradezco a todos los miembros del Departamento de Paleontología, pero en especial a Julia Tejada por su ayuda, orientación y amistad durante mi estadía.

A los miembros del Departamento de Mastozoología, quienes me ayudaron en diversas tareas de mi investigación y ánimos de continuar pese a las dificultades.

A todos mis amigos que estuvieron presentes incentivándome y transmitiéndome su apoyo, les quiero agradecer profundamente por estos años de amistad.

ÍNDICE GENERAL

Índice general	i
Índice de tablas	iii
Índice de figuras	iv
Resumen	vii
Abstract	viii
2.1. Introducción	1
2.2. Marco teórico	2
2.2.1. Historia taxonómica	2
2.3. Objetivos	7
2.3.1. Objetivo General	7
2.3.2. Objetivos Específicos	7
2.4. Materiales y Métodos	8
2.4.1. Material comparativo	8
2.4.2. Material de laboratorio	8
2.4.3. Ubicación y registro del fósil MUSM 497	9
2.4.4. Preparación del espécimen MUSM 497	11
2.4.5. Comparación morfológica y morfométrica	14
2.4.6. Descripción del fósil	14
2.5. Resultados	16
2.5.1. Análisis componente principales	16
2.5.2. Análisis filogenético	20
2.5.3. Revisión de caracteres	22
2.5.4. Edad biológica	31
2.5.5. Descripción morfológica	32

2.6. Discusión	52
2.7. Conclusión	57
2.8. Referencias bibliográficas	58

ANEXOS

Anexo 1. Material comparativo.	65
Anexo 2. Definición de medidas e índices.	66
Anexo 3. Medidas de las especies de camélidos. Los datos fueron obtenidos de la literatura y revisión actual.	67
Anexo 4. Índices de las especies de camélidos. Los datos fueron obtenidos de la literatura y revisión actual.	68
Anexo 5. Lista de caracteres con sus respectivos estados.	69
Anexo 6. Matriz con caracteres para análisis taxonómico y filogenético.	72

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Diagnósis de las especies fósiles según Scherer 2009. Dicha tabla corresponde a la síntesis de información de los caracteres reportado por la autora.....	17
TABLA 2. Valores de los tres primeros componentes principales (PC) basados en 15 variables craneales y postcraneales transformados a log natural de especímenes de <i>H. paradoxa</i> , <i>P. major</i> , <i>P. weddellii</i> , <i>L. castelnaudi</i> , <i>L. guanicoe</i> , <i>L. glama</i> , <i>V. provicugna</i> , <i>V. vicugna</i> y <i>V. pacos</i> (n=66).....	18

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Mapa de ubicación del registro fósil MUSM 497. Localidad de Ullujaya, Ica.....	10
FIGURA 2. Bloque completo conteniendo el espécimen fósil MUSM 497, se observa la posición registrada en campo. Escala: regla de 300mm.....	12
FIGURA 3. Proyección de los especímenes según valores del análisis de componentes principales, se comparan CP 1 vs CP 2 de las muestras de <i>H. paradoxa</i> , <i>P. major</i> , <i>P. weddellii</i> , <i>L. castelnaudi</i> , <i>L. guanicoe</i> , <i>L. glama</i> , <i>V. provicugna</i> , <i>V. vicugna</i> y <i>V. pacos</i> . Ver Tabla 2 para las correlaciones y porcentajes de la varianza.....	19
FIGURA 4. Proyección de los especímenes según valores del análisis de componentes principales, se comparan CP 1 vs CP 3 de las muestras de <i>H. paradoxa</i> , <i>P. major</i> , <i>P. weddellii</i> , <i>L. castelnaudi</i> , <i>L. guanicoe</i> , <i>L. glama</i> , <i>V. provicugna</i> , <i>V. vicugna</i> y <i>V. pacos</i> . Ver Tabla 2 para las correlaciones y porcentajes de la varianza.....	20
FIGURA 5. Análisis filogenético de las especies de camélidos de la Tribu Lamini, basado en Scherer (2013) con modificaciones. Se muestra el consenso estricto de 51 pasos, con un índice de consistencia (IC) de 0.46 e índice de retención (IR) de 0.76.....	21
FIGURA 6. Presencia de PM3 en las maxilas de: a) <i>P. major</i> , b) <i>P. weddellii</i> , c) <i>H. paradoxa</i> , d) <i>L. guanicoe</i> , e) <i>L. castelnaudi</i> , f) <i>V. vicugna</i> y g) <i>V. pacos</i> . Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto g) y f) que corresponden a material comparativo actual. Escala: 50mm.....	24
FIGURA 7. Holotipo de la maxila de <i>Hemiauchenia paradoxa</i> , se muestra lo considerado PM2 como carácter de este género. Imagen tomada de Scherer (2009). Escala: 50mm.....	25
FIGURA 8. Presencia de columnas interlobulares (CI) en maxilas de: a) <i>P. major</i> , b) <i>P. weddellii</i> y c) <i>V. pacos</i> . Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto c) corresponde a material comparativo actual. Escala: 50mm.....	26

FIGURA 9. Parte superior las maxilas y parte inferior mandíbulas de a y i) <i>P. major</i> , b y j) <i>P. weddellii</i> , c y k) <i>H. paradoxa</i> , d y l) <i>L. guanicoe</i> , e y m) <i>L. castelnaudi</i> , f y n) <i>V. vicugna</i> , g y o) <i>L. glama</i> , h y p) <i>V. pacos</i> . Escala: 50mm.....	27
FIGURA 10. Incisivos de: a) <i>L. glama</i> , presenta forma espatulada, notoria imbricación, esmalte en cara labial y lingual, faceta de desgaste no biselada; b) <i>V. pacos</i> , presenta forma cilíndrica, ligera imbricación, esmalte en cara labial, faceta de desgaste en bisel. Escala: 20mm.....	28
FIGURA 11. Presencia de pm3 en las mandíbulas de: a) <i>P. major</i> , b) <i>H. paradoxa</i> y c) <i>V. pacos</i> . Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto c) que corresponde a material comparativo actual. Escala: 50mm.....	29
FIGURA 12. Desarrollo del protoparaestílido o “llama buttress” (ppe) en molares inferiores de: a) <i>P. major</i> , b) <i>P. weddellii</i> , c) <i>H. paradoxa</i> , d) <i>L. glama</i> y e) <i>V. pacos</i> . Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto d y e) que corresponde a material comparativo actual. Escala: 50mm.....	30
FIGURA 13. Determinación de la edad biológica del fósil MUSM 497, a) Serie molariforme de maxila, b) Serie molariforme de mandíbula y c) Fémur mostrando la fusión incompleta de las epífisis. Escala: 20mm.....	32
FIGURA 14. Cráneo del fósil MUSM 497. Izquierda: vista dorsal, derecha: ventral y abajo: lateral. Escala 20mm.....	34
FIGURA 15. Serie molar superior del fósil MUSM 497. Escala 20mm.....	35
FIGURA 16. Mandíbula del fósil MUSM 497. Arriba: vista lateral y abajo: ventral. Escala 20mm.....	36
FIGURA 17. Serie molar inferior del fósil MUSM 497. Escala 20mm.....	37
FIGURA 18. Húmero izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: vista ventral, centro: dorsal y derecha: lateral. Escala 20mm.....	38
FIGURA 19. Radio-cúbito izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: vista dorsal, centro: ventral y derecha: lateral. Escala 20mm.....	39

FIGURA 20. Huesos carpales del fósil MUSM 497. Izquierda a derecha: pisiforme, cuneiforme, unciforme y magnum. Escala 20mm.....	40
FIGURA 21. Metacarpo izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal, parte superior porción proximal y parte inferior porción distal. Derecha: Vista lateral izquierda. Escala: 20mm.....	41
FIGURA 22. Parte superior falanges proximales e inferior falanges mediales. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20mm...	42
FIGURA 23. Fémur izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20 mm.....	43
FIGURA 24. Tibia derecha del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20 mm.....	44
FIGURA 25. Arriba: izquierda: rótula derecha, vista dorsal; derecha vista ventral. Centro: Tarsales del fósil MUSM 497. Izquierda vista dorsal de entocuneiforme, derecha vista dorsal de cuboide. Abajo: Calcáneo derecho. De izquierda a derecha: Vista frontal, lateral, medial y dorsal. Escala: 20mm.....	45
FIGURA 26. Metatarso derecho. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20mm.....	46
FIGURA 27. Falanges proximales del miembro posterior. De izquierda a derecha: Vista ventral, dorsal y lateral. Escala: 20mm.....	47
FIGURA 28. Pelvis del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Derecha: Vista dorsal. Escala: 20mm.....	48
FIGURA 29. Vértabras del fósil MUSM 497. De izquierda a derecha: vista dorsal, ventral y lateral. De arriba hacia abajo: atlas, axis, cervical 5, torácicas 9 y 10, lumbar 3 y sacro. Escala 20mm.....	49
FIGURA 30. Vista dorsal de las costillas del fósil MUSM 497. Escala 20mm.....	50

RESUMEN

Se considera que la tribu Lamini incluye 5 géneros de camélidos sudamericanos: *Palaeolama*, *Hemiauchenia*, *Eulamaops*, *Lama* y *Vicugna*. Los dos últimos géneros son vivientes y de los extintos no se conocía un esqueleto completo. En el presente estudio se describe y determina el primer camélido fósil más completo registrado en el Perú, proveniente de la Formación Ocucaje del Pleistoceno Superior, mediante un análisis morfológico y morfométrico comparativo con camélidos actuales y datos basados en la literatura. Debido a la ausencia de claves taxonómicas precisas para los camélidos, se revisó los caracteres frecuentemente usados en las determinaciones de camélidos fósiles y actuales y trabajados en una matriz mediante un análisis filogenético con el programa TNT versión 1.1. Además se buscó diferenciar el fósil nuevo de los conocidos mediante análisis morfométricos de medidas craneales y postcraneales con un análisis de componentes principales (ACP). Luego de la revisión de 59 caracteres, se obtuvo que sólo la forma, imbricación y raíz de los incisivos permiten diferenciar *Vicugna* del resto de camélidos. También que los caracteres como presencia del pm3, columnas accesorias y protoparaestílido ("llama buttress"), frecuentemente considerados para diferenciar *Palaeolama* y *Hemiauchenia* no son caracteres diagnósticos.

El fósil aquí descrito fue determinado como *Lama* sp., por presentar los incisivos imbricados, forma espatulada y raíz cerrada, pero también porque *Palaeolama* y *Hemiauchenia* no presentaron caracteres diagnósticos que lo separen de *Lama*, optándose por el nombre genérico más antiguo, es decir *Lama*. Igualmente, se asignó la muestra a *Lama* sp. porque no existen caracteres que permitan diferenciar entre *L. guanicoe*, *L. castelnaudi* y *L. glama*. Se encontró que los caracteres métricos usados frecuentemente no permiten diferenciar entre las especies. Por tanto, se sugiere que una nueva revisión filogenética de los camélidos fósiles y actuales es urgente.

Palabras clave: fósil, camélidos, Pleistoceno superior, *Lama* sp., carácter.

ABSTRACT

It is considered the tribe Lamini includes 5 genera of South American camelids: *Palaeolama*, *Hemiauchenia*, *Eulamaops*, *Lama* and *Vicugna*. The last two genera are living, and of the extinct no complete skeleton was known. This study describes and determines the first most complete camelid fossil in Peru, from the Ocucaje Formation of the upper Pleistocene, by a comparative morphological and morphometric analysis with current camelids and data based on the literature. Due to the absence of precise taxonomic keys for camelids, it was reviewed characters frequently used in the determination of fossil and current camelids, which were worked in a matrix using a phylogenetic analysis with the TNT program, version 1.1. Moreover, we also sought to differentiate the new fossil of the well-known through a morphometric analysis of the cranial and postcranial measurements, with a Principal Component Analysis (PCA). After the review of 59 characters, it was obtained that only the form, imbrication and root of the incisors allow to differentiate *Vicugna* from the rest of camelid. Besides, the characters such as presence of the pm3, accessory columns and "llama buttress", often considered to differentiate *Palaeolama* and *Hemiauchenia*, aren't diagnostic characters.

The fossil described here was determined as *Lama* sp., for having the incisors imbricated, with spatulate shape and closed root; but also because *Palaeolama* and *Hemiauchenia* had no diagnostic characters that separate them from *Lama*, opting for the oldest generic name, i.e. *Lama*. Likewise, the sample was assigned to *Lama* sp. because there are no characters that allow to differentiate between *L. guanicoe*, *L. castelnaudi* and *L. glama*. It was found that metric characters frequently used do not allow to differentiate between the species. Therefore, it is suggested that a new phylogenetic revision of current and fossil camelids is urgent.

Key words: fossil, camelids, upper Pleistocene, *Lama* sp., character.

2.1. INTRODUCCIÓN

En el Perú, son pocos los registros de camélidos fósiles (Salas et al. 2003), las primeras menciones de camélidos registrados fueron Eaton (1914) en Ayusbamba (Cuzco), quien mencionó y asignó fragmentos de pelvis y vértebra lumbar como *Lama* sp., sin embargo no se concluyó su naturaleza fósil. Por tanto, se considera a *Palaeolama aequatorialis* descrito por Hoffstetter (1952) como el primer registro fósil, el cual proviene de La Brea (Talara). El segundo registro fósil fue asignado a *Palaeolama* de Pampa de los Fósiles (La Libertad) por Marshall et al. (1984). El tercer registro de las Lomas de Atiquipa (Arequipa), fue determinado como *Palaeolama* sp., y representa el más antiguo de este género para nuestro país (Salas et al. 2003). El cuarto y último reporte proviene de la Cueva de Roselló (Junín) y fue asignado como *Vicugna* sp. (Shockey et al. 2009). Sin embargo, se espera que la riqueza fósil de los camélidos en Perú sea mayor ya que tenemos la mayor diversidad (*L. guanicoe*, *L. glama*, *V. vicugna* y *V. pacos*) y población de camélidos de Sudamérica.

El objetivo de este trabajo fue la descripción y determinación taxonómica del camélido fósil MUSM 497, registrado en la costa sur del Perú, mediante un análisis morfométrico y morfológico de la muestra y comparaciones con los fósiles conocidos.

2.2. MARCO TEÓRICO

2.2.1. Historia taxonómica

La familia Camelidae Gray, 1821 comprende a los representantes fósiles y actuales caracterizados principalmente por ausencia de cuernos y astas, sínfisis mandibular sólidamente unida, caninos separados de los premolares por un diastema en la maxila y mandíbula, radio y ulna fusionados, desarrollo del hueso canónico o metapodios, quillas incompletas en los extremos distales de los metapodios, alargamiento y ausencia del canal para la arteria vertebral en cervicales (Cope 1886, Wheeler 1995, Scherer 2009). Su centro de origen fue Norteamérica durante el Eoceno hace 37.2-55 Ma (Webb 1974, Menegaz et al. 1989, Wheeler 1995, Scherer et al. 2007, Scherer 2009, 2013). La migración de camélidos a Sudamérica fue hace 2.5-3.6 Ma durante el Plioceno superior (Hoffstetter 1952, Scherer et al. 2007, Scherer 2009, 2013) o durante el Pleistoceno inferior (Webb 1974, Bravo-Cuevas et al. 2012).

Comprende 8 subfamilias, una de ellas, Camelinae, se dividió en tres tribus Camelini 1821, Protolabidini 1895 y Lamini 1965. Sólo representantes de Lamini fueron registrados para Sudamérica (Webb 1974). Los géneros actualmente reconocidos dentro de Lamini son *Palaeolama*, *Hemiauchenia*, *Eulamaops*, *Lama* y *Vicugna*, sólo *L. guanicoe*, *L. glama*, *V. vicugna* y *V. pacos* son especies actuales.

La sistemática de los camélidos fue siempre muy compleja, pues desde las primeras descripciones y publicaciones (Molina 1782, Gervais 1855, Gervais & Ameghino 1880, López-Aranguren 1930, Cabrera 1932, 1935) hasta la actualidad se han nombrado, rectificado e invalidado numerosos géneros y especies, porque la mayoría de estos se basaron en caracteres dudosos o variables (Scherer 2013). No existe un listado completo de todas las especies y géneros propuestos a lo largo del tiempo, sin embargo se ha mencionado en la literatura 11 géneros (*Auchenia*, *Camelotherium*, *Eulamaops*, *Hemiauchenia*, *Lama*, *Mesolama*, *Palaeolama*, *Palauchenia*, *Protoauchenia*, *Stiloauchenia* y *Vicugna*) y cerca de 35 especies, sin incluir los

diversos nombres asignados como sinónimos de las especies extintas y vivientes (Illiger 1811, Ameghino 1889, Gervais & Ameghino 1880, Boule 1920, López-Aranguren 1930, Rusconi 1930, Cabrera 1935, Hoffstetter 1952, Menegaz et al. 1989). Scherer (2013) consideró cerca de 11 especies para Sudamérica durante el Pleistoceno y señaló 5 géneros válidos: *Palaeolama*, *Hemiauchenia*, *Eulamaops*, *Lama* y *Vicugna*; y las especies registradas para Sudamérica serían *P. weddellii*, *P. hoffstetteri*, *P. major*; *H. paradoxa*, *E. parallelus*, *L. guanicoe*, *L. glama*, *L. castelnaudi*, *V. vicugna*, *V. provicugna* y *V. pacos* (Scherer 2009, 2013).

Fueron pocas las revisiones sistemáticas y filogenéticas de los camélidos. Wortman (1898) realizó la primera revisión de la subfamilia Camelinae, mediante la descripción de los camélidos extintos y sus formas asociadas para Norteamérica. Sus resultados sugieren que *Protolabis* Cope, 1876 sería el ancestro más antiguo para los representantes de Camelini (*Camelus bactrianus* y *C. dromedarius*) y Lamini (camélidos sudamericanos), y que *Procamelus gracilis* sería el ancestro de los camélidos sudamericanos (Wortman 1898).

Webb (1965) realizó una filogenia de Camelinae mediante la descripción osteológica de *Camelops* (Harrison 1979). Posteriormente, Harrison (1979) revisó la subfamilia dividiéndola en dos grupos, por un lado los Lamini de Sudamérica y por otro los Camelini. La última revisión de Scherer (2009, 2013) a través de análisis cladístico estableció que las tribus Camelini y Lamini son monofiléticas, así como *Palaeolama* y *Vicugna*, contrariamente a *Hemiauchenia* y *Lama*, parafiléticas; en dichos trabajos además explica sobre la distribución geográfica de estos taxones (Scherer 2009, 2013).

Existen dos posiciones con respecto a cuál sería el género del camélido más antiguo en Sudamérica; para Cione y Tonni (1995) fue *Lama*, mientras que para Webb (1974) fueron *Hemiauchenia* y *Palaeolama* (Scherer et al. 2007). Sin embargo, según Scherer

(2013), en un primer evento migraron a Sudamérica *Hemiauchenia* y *Lama*, y en el segundo *Palaeolama* (Wheeler 1995, Scherer 2013). Poco se conoce con respecto a su extinción, pero de acuerdo a los registros más recientes en Sudamérica, tanto *Palaeolama* y *Hemiauchenia* habrían existido hasta el Pleistoceno superior (López et al. 2005, Labarca & López 2006, Scherer et al. 2007, Scherer 2009). Actualmente, se conocen dos géneros vivientes, *Lama* Cuvier, 1800 y *Vicugna* Miller, 1924; cada una con 2 especies, *L. guanicoe*, *L. glama* y *V. vicugna*, *V. pacos* (Menegaz et al. 1989, Wheeler 1995).

El primer género de camélido descrito fue *Lama* (Cuvier 1800); inicialmente llamado *Auchenia* (Illiger 1811), sin embargo este nombre no fue válido pues estaba ya designado a un género de coleóptero (Wheeler 1995). La mayoría de los autores realizaron varias descripciones de especies (i.e: Gervais & Ameghino 1880, Ameghino 1889) pero no mencionaron qué caracteres de dichas especies las agruparían dentro del género *Lama*; los otros géneros descritos, *Palaeolama*, *Hemiauchenia* y *Vicugna*, fueron establecidos sólo por diferenciarse de todo lo considerado *Lama*. Gervais (1855) separó las especies fósiles de este género en tres especies *A. weddellii* de mayor tamaño (actualmente considerado *Palaeolama weddellii*), *A. castelnaudi* con 4 dientes en maxila y mandíbula y *A. intermedia* (posteriormente considerada sólo una variación) por diferencias entre la llama y vicuña. Sólo en la revisión sistemática de López-Aranguren (1930) se nombraron algunos caracteres diagnósticos, principalmente dentales, ella dice: “*incluyo en el género Lama todas las especies que no presentan en los molares superiores columnas accesorias y que presentan en el premolar cuarto inferior, el lóbulo anterior mucho más estrecho que el lóbulo posterior.*” (López-Aranguren 1930, p: 97).

El género *Palaeolama* fue descrito por Gervais en 1867 y él mencionó como única característica diferente de *Lama* la presencia de 5 dientes en la serie molar. Dentro de este género consideró *A. weddellii* y *A. castelnaudi*, según López-Aranguren (1930)

como este último no podía diferenciarse de las “llamas” (lo considerado *Lama*) entonces *A. weddellii* fue considerado como especie tipo. Sobre la validez de *Palaeolama* existieron varias posiciones, por un lado los que consideraron a *Palaeolama* como subgénero de *Lama* (Viret 1961, Paula-Couto 1979) o como género válido (Hoffstetter 1952) sobre todo por razones biogeográficas. Cabrera (1935) consideró una sola especie registrada en Sudamérica, porque para él las diferencias usadas para separar a nivel de especies fueron variaciones propias de la edad y sexo. Hoffstetter (1952) reconoció 6 especies (*P. weddellii*, *P. paradoxa*, *P. aequatorialis*, *P. major*, *P. reissi* y *P. crassa*). Mientras que Scherer (2009) consideró válidas tres especies para Sudamérica (*P. weddellii*, *P. major* y *P. hoffstetteri*), aunque esta última no fue incluida en sus análisis por falta de comparación directa con especies de Norteamérica.

El género *Hemiauchenia* fue establecido por Gervais y Ameghino (1880) en base a una porción craneal con serie molar de 6 dientes, López-Aranguren (1930) cuestiona su validez considerando esta serie molar como una anomalía de un individuo juvenil, luego este género fue sinonimizado como *Palaeolama* por Cabrera (1935) y Hoffstetter (1952), pero considerado válido por Webb (1974), Harrison (1979), Guérin y Faure (1999) y Scherer (2009, 2013).

Las primeras menciones de *Vicugna* fueron realizadas por Gray 1871, pero lo consideró aún como subgénero de *Lama*, por ello se atribuyó el género *Vicugna* a Miller 1924 (Wheeler 1995). Miller (1924) estableció sólo diferencias en la dentición con respecto a *Lama*, estas fueron incisivos de forma cilíndrica y raíz abierta (Hoffstetter 1952, Menegaz et al. 1989). Hasta la actualidad estos caracteres son usados como diagnósticos del género. Menegaz et al. (1989) usó caracteres intermedios para considerar *Lama gracilis* como una especie intermedia entre *Lama* y *Vicugna*. *Vicugna* fue considerado como subespecie de *Lama* (Harrison 1979, Tonni & Politis 1980, Menegaz et al. 1989). Adaro y Benavente (1990, 1992) señalaron

diferencias morfológicas sólo entre las especies de camélidos actuales (*L. guanicoe*, *L. glama*, *V. vicugna* y *V. pacos*). Son frecuentes las publicaciones que diferencian *Lama* y *Vicugna* por tamaño y caracteres fenotípicos (Fernández-Baca 1991, Wheeler 1995), y estudios moleculares soportan también una diferenciación entre ambos géneros (Stanley et al. 1994, Marín et al. 2007, Weinstock et al. 2009).

El género *Eulamaops* establecido por Ameghino (1881) en base a una porción de cráneo con la parte dental completa, presentó caracteres peculiares y disímiles a los camélidos conocidos, entre ellos la hendidura palatina no excavada llegando a la altura del M3, estilo o columnas interlobulares muy desarrolladas y la serie molariforme paralelas (Webb 1974, Scherer 2009). La única especie conocida es *E. parallelus*. Scherer (2009) mencionó que al revisar el material denominado como holotipo la apariencia que daba a la serie molariforme como paralelas fue producto de la reconstrucción craneal, por ello esta autora no consideró este carácter como diagnóstico, pero sí a la especie.

A pesar de estos antecedentes, aún no existe una clave taxonómica en consenso que permita la identificación de los camélidos, sólo existe menciones aisladas de caracteres en descripciones de fósiles. La semejanza morfológica a nivel óseo (Guérin & Faure 1999) sería un factor que contribuyó a la difícil identificación de los camélidos. Además, la mayoría de los caracteres no fueron contrastados en todas las especies, existiendo un vacío de conocimiento.

2.3. OBJETIVOS

2.3.1. Objetivo Principal

- Describir y determinar taxonómicamente el camélido fósil MUSM 497 a nivel de especie, en base a caracteres morfológicos y morfométricos.

2.3.2. Objetivos Específicos

- Describir morfológica y morfométricamente el camélido fósil MUSM 497.
- Obtener caracteres diagnósticos del fósil MUSM 497 como producto de la comparación ósea morfológica y morfométrica de los camélidos actuales.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Material comparativo

El fósil **MUSM 497** está depositado en el Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural-UNMSM y el material comparativo de referencia en el Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural-UNMSM. Las especies actuales de referencia corresponden a *Lama glama*, *L. guanicoe*, *Vicugna pacos* y *V. vicugna*, y comprendieron en total 12 cráneos, 12 metapodios con sus respectivas falanges y 2 miembros posteriores (Anexo 1).

2.4.2. Materiales de laboratorio

Se usaron los siguientes materiales durante la preparación del espécimen fósil y en las mediciones, registro fotográfico del fósil y especímenes comparativos.

- Brocha delgada premier SKU N° 831-05
- Brocha gruesa premier SKU N° 831-10
- Brocha gruesa premier SKU N° 831-20
- Pincel delgado N° 10
- Pincel delgado N° 2
- Perilla de goma
- Bisturí N° 10 y 21
- Mango de bisturí N° 10 y 21
- Estilete de punta fina
- Recogedor pequeño de mano
- Esponja fina
- Lupa de cabeza
- Bandejas de cartón
- Resina Paraloid B72
- Alcohol etílico de 96°
- Rhodopas
- Líquido marcador blanco

- Esmalte transparente
- Estilógrafo Artline negro N° 0.2
- Cámara fotográfica CANON POWER SHOT MODELO SX40HS
- Escala milimétrica
- Plataforma fotográfica
- Plastilina play doh
- Caliper digital STAINLESS STEEL 12
- Regla metálica terminal de 30cm
- Laptop Asus modelo S400C
- Lápiz profesional 2H
- Tablero plástico

2.4.3. Ubicación y descripción del registro fósil MUSM 497

El fósil MUSM 497 fue encontrado en el departamento de Ica, provincia de Ica, distrito de Ocucaje y localidad de Ullujaya. Su ubicación geográfica es 14°35'19" S y 75°36'54" O, a unos 200 m.s.n.m. (Figura 1). Dicho fósil fue registrado en la Formación Ocucaje y datado relativamente según la fauna asociada para el Pleistoceno superior. Esta unidad litoestratigráfica estaba conformada en su mayor parte por arena y arenisca (Salas, comunicación personal 2013). Este fósil corresponde a un camélido juvenil con el esqueleto casi completo. Fue colectado por Stucchi y Urbina en el 2002.

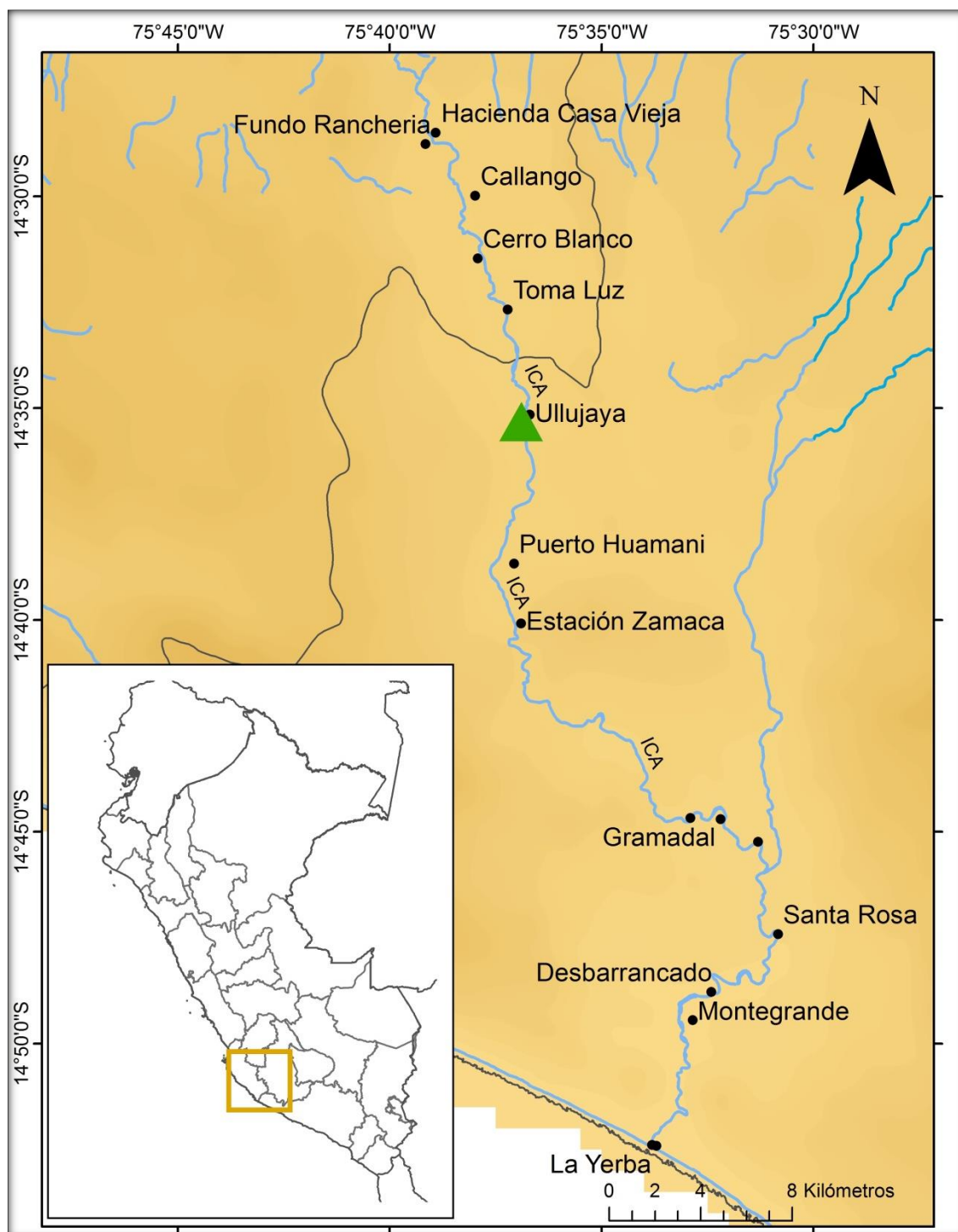


FIGURA 1. Mapa de ubicación del registro fósil MUSM 497. Localidad de Ullujaya, Ica.

2.4.4. Preparación del espécimen

El fósil **MUSM 497** estaba cubierto por el sedimento propio de la zona de extracción y sobre la base de yeso empleada para su traslado. Por ello y la naturaleza frágil de este fósil, se consideró los protocolos y cuidados necesarios para el retiro del esqueleto.

1. Limpieza mecánica y retiro del material. Antes de iniciar los trabajos, se fotografió el bloque completo (Figura 2), para registrar su posición. Se estableció un orden de limpieza, iniciándose con la parte anterior del cuerpo y las extremidades, luego con las vértebras y dejando al final la parte del tórax, pues ésta última se encontraba muy compactada. Mediante el uso de brochas delgadas, estiletes de punta fina, bisturí de hoja delgada y perilla de goma se retiró el sedimento. Primero con las brochas se limpió la zona circundante del hueso mediante movimientos suaves, luego con el estilete o bisturí, según requirió el caso, se levantó el sedimento próximo al hueso, siguiendo el contorno de éste, para lo cual se necesitó el conocimiento anatómico respectivo, precisión y mucho cuidado para no dañar la estructura ósea.

En general, se realizó primero el retiro del sedimento en las zonas laterales próximas del hueso, luego por la parte inferior hasta poder liberar la estructura. Las estructuras o partes muy compactadas por los consolidantes agregados en campo, no permitieron la liberación de la parte torácica. Por ello, se consolidó (detallado más adelante) e inmovilizó la superficie mediante la colocación de yeso (como en campo). Una vez seco, se procedió a voltear el bloque para limpiar la superficie y poder retirar las estructuras óseas.

En las zonas más delicadas se empleó la perilla de goma y en algunos casos, antes de la limpieza se tuvo que consolidar la estructura pues había riesgo de su desintegración. Una vez, liberado el hueso, se colocó sobre espuma delgada en bandejas y se transportó hacia una mesa para la consolidación respectiva.



FIGURA 2. Bloque completo conteniendo el espécimen fósil **MUSM 497**, se observa la posición registrada en campo. Escala: regla de 300 mm.

2. Consolidación. Es un proceso de endurecimiento de la estructura ósea a fin de poder preservarlo y manipularlo. Se empleó para ello agentes químicos como resinas Paraloid B72, que permite adherir, fijar y consolidar las estructuras. Se aplicó principalmente entre las fisuras de la estructura ósea o en fragmentos expuestos o sueltos. Para que logre penetrar y consolidar la estructura, esta resina se diluyó con alcohol etílico de 96° de acuerdo a la consistencia requerida. Se aplicó con un pincel delgado una pequeña cantidad sobre la fisura o superficie, tratando de que este reactivo penetre en ella. Luego se dejó secar por un tiempo mínimo de 30 minutos entre capa o aplicación de esta sustancia. La cantidad de capas aplicadas dependió de la fragilidad de la estructura ósea.

En algunos casos, cuando existía fractura y se necesitó unir o pegar las estructuras, se utilizó el pegamento Rhodopas, también fue necesario la dilución en alcohol etílico 96° (1/2). Una vez aplicada a la zona, se unió ambas partes y se dejó secar por 40 minutos.

3. Preparación para la colección científica. Luego de la consolidación, en ocasiones el hueso quedó con restos heterogéneos de consolidantes en su superficie, por ello se aplicó una ligera capa de alcohol etílico 96° e inmediatamente se limpió con un paño o esponja, con este procedimiento se buscó retirar el exceso de consolidante mas cuando no se tiene el cuidado necesario, podría retirarse el consolidante en sí y por ende podría desintegrarse la estructura nuevamente.

Para el ingreso a la colección científica, se rotuló las piezas óseas con el código **MUSM 497**, el cual fue asignado por el curador del Departamento de Paleontología mediante la catalogación respectiva. La rotulación fue anotada sobre una delgada capa de líquido marcador blanco agregada al hueso y escrito con un estilógrafo negro 0.2 y para sellarlo se empleó esmalte transparente.

En esta fase se tomaron las fotografías usando una cámara profesional Cannon Power Shot modelo SX40HS, una escala y una plataforma fotográfica.

2.4.5. Comparación morfológica y morfométrica

Para la comparación morfológica y morfométrica se establecieron las medidas absolutas e índices (Anexo 2). Se tomaron medidas en milímetros con un caliper digital y regla metálica terminal de 30cm, en lo posible en el lado izquierdo de cada espécimen (Von Den Driesch 1976). Cada medida fue realizada 3 veces y su promedio fue considerado para los análisis e interpretaciones respectivas. Se aplicó la estadística descriptiva con el programa estadístico PAST versión 2.17: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis (Hammer et al. 2009). Para el análisis morfométrico se usó el análisis de componentes principales (ACP), previamente los valores fueron convertidos a logaritmo natural para evitar distorsión en el análisis, este análisis también se realizó en el programa PAST.

Se realizó un análisis filogenético para evaluar si los caracteres frecuentemente usados sustentan las relaciones taxonómicas actualmente conocidas. Primero se nombraron los estados de los caracteres (0 y 1= estados binarios, 2= estado intermedio, A=Ambos estados, ?= no hay información). La matriz fue elaborada con el programa Mesquite versión 2.75 y analizada con el programa TNT versión 1.1 (Anexo 6).

Para las comparaciones con material fotográfico y/o datos de la literatura se siguió la última taxonomía usada por Scherer (2009). Cabe señalar que si los caracteres de la revisión actual contradecían lo mencionado en la literatura se procedió a la sustitución por dicho estado (i.e: si la literatura mencionó que el pm3 era ausente en *Lama* y la revisión indicó su presencia, se actualizó y consideró como presente en *Lama*).

2.4.6. Descripción del fósil MUSM 497

Finalmente, se describió el fósil **MUSM 497** y se empleó la terminología del aparato locomotor de animales (König et al. 2008), la anatomía del camello (Smuts &

Bezuidenhout 1987) y la guía osteológica de camélidos (Pacheco et al. 1979). Se describió cada estructura anatómica de la región craneal hasta la caudal.

2.5. RESULTADOS

Se seleccionaron 59 caracteres morfológicos (Anexo 5), 28 de ellos corresponden a la última revisión de Scherer (2009) (Tabla 1) y el resto de otros autores, estos caracteres frecuentemente usados para las descripciones.

Es necesario mencionar que para los análisis filogenéticos y morfométricos (ACP) no fue considerado el fósil MUSM 497 por tratarse de un individuo juvenil. Tampoco fue considerado *P. hoffstetteri* en los análisis por carecer de suficiente información de medidas.

2.5.1. Análisis de componente principales.

En el ACP realizado con 15 índices craneales y postcraneales basados en los tres primeros componentes principales muestran 88.7 % de varianza acumulada (Tabla 2). En la proyección de las especies, se observa solapamiento entre el primer y segundo componente (Figura 3), esto significa que los índices métricos craneales y postcraneales no soportan la diferenciación de las especies. Mientras que entre el primer y tercer componente (Figura 4) el solapamiento es aún mayor. La variable con alto peso en CP 1 fue el índice de la sínfisis mandibular (ISLM), para el CP 2 el índice del ancho del paladar (IPM) y para CP 3 el índice de longitud total del rostro (ILTR).

TABLA 1. Diagnósis de las especies fósiles según Scherer 2009. Dicha tabla corresponde a la síntesis de información de los caracteres reportado por la autora.

Carácter diagnóstico	<i>E. parallelus</i>	<i>P. weddellii</i>	<i>P. major</i>	<i>H. paradoxa</i>	<i>L. guanicoe</i>	<i>L. castelnaudi</i>	<i>V. vicugna</i>	<i>V. provicugna</i>
Desarrollo de estilos vestibulares e estilidos linguales	altura posterior de M3	-	-	-	-	-	-	-
Tamaño de molares superiores	mayor a <i>L. guanicoe</i>	-	-	-	-	mayor	-	-
Tamaño de molares inferiores	-	-	-	-	-	-	menor	poco mayor
Longitud de molares M1 y M2	-	más largos	menos largos	-	menos largos	más largos	menos largos	más largos
Longitud de M3	-	-	-	-	-	-	más grande	más pequeño
Forma de la fosa de dientes superiores	-	-	-	alargadas, trapezoidal	-	-	-	-
Forma de los lofos y lófidios	lingual en forma U	-	-	U	U	U	-	-
Surco entre lofos y lófidios	-	-	-	largos	-	-	-	-
Pliegues de meta-paracono y cónidos	-	-	-	poco pronunciadas	-	-	-	-
Pliegues de meta-entocónido	-	-	-	poco pronunciadas	-	-	-	-
Proto y paraestilidos	-	-	-	bien desarrollado	-	-	-	-
Mesostilo (surco mesial)	-	más largos	cortos	más largos	-	-	-	-
Metastilido (surco distal)	-	más largos	cortos	más largos	-	-	-	-
Desarrollo de estilos vestibulares e estilidos linguales	-	menos pronunciado	más pronunciado	menos pronunciado	-	-	-	-
Tipo de rostro (medido en mandíbula)	-	-	-	-	mesognato	-	-	-
Longitud húmero	-	-	-	-	235-275 mm	240-275 mm	180-215 mm	-
Longitud del metacarpo	-	266-285 mm	300-350 mm	-	220-250 mm	260-280 mm	190-205 mm	190-235 mm
Índice gracilidad metacarpo	-	0.17-0.20	0.15-0.18	-	0.15-0.18	0.13-0.16	0.12-0.14	0.13-0.14
Metacarpo respecto al húmero	-	más corto	igual	-	más corto	más largo	igual	-
Longitud radio-ulna	-	385-415 mm	420-480 mm	-	270-305 mm	310-360 mm	220-245 mm	270-285 mm
Ancho distal de radio-ulna	-	60-75 mm	45-70 mm	-	-	-	-	-
Índice húmero-radial	-	-	-	0.75	0.85	-	0.85	-
Longitud del fémur con respecto a la tibia	-	semejante	más largo	más corto	-	-	-	-
Longitud tibia	-	-	-	-	310-330 mm	315-360 mm	260-285 mm	285-310 mm
Índice metatarso-femoral	-	-	-	0.90	-	-	-	-
Índice húmero-femoral	-	-	-	0.75	-	-	-	-
Longitud de metatarso	-	-	-	-	220-245 mm	240-290 mm	200-215 mm	215-225 mm
Metacarpo respecto al metatarso	-	más corto	más largo	-	-	-	-	-

E.=*Eulamaops*, *P.*=*Palaeolama*, *H.*=*Hemiauchenia*, *L.*=*Lama*, *V.*=*Vicugna*. mm=milímetros.

TABLA 2. Valores de los tres primeros componentes principales (PC) basados en 15 variables craneales y postcraneales transformados a log natural de especímenes de *H. paradoxa*, *P. major*, *P. weddellii*, *L. castelnaudi*, *L. guanicoe*, *L. glama*, *V. provicugna*, *V. vicugna* y *V. pacos* (n=66).

Variable	PC1	PC2	PC3
ILTA	-0.02	-0.10	-0.15
IRN	-0.05	0.03	0.01
IOBD	0.00	-0.02	0.09
IACL	-0.03	-0.01	0.08
ISBD	0.04	0.03	0.00
ILTR	0.01	0.12	0.97
IPM	-0.03	0.99	-0.13
ILSM	1.00	0.02	-0.01
ILHR	0.33	-0.12	0.33
IFT	-0.11	0.09	-0.19
IRC	0.02	-0.02	-0.58
IMCF	0.73	0.64	-0.05
IMCH	-0.42	0.34	0.40
IMTF	0.20	-0.20	0.58
MCMT	0.36	-0.64	-0.09
Autovalor	0.00668	0.00074	0.00028
% Varianza	76.939	8.5458	3.2284
% Varianza acumulada	76.94	85.48	88.71

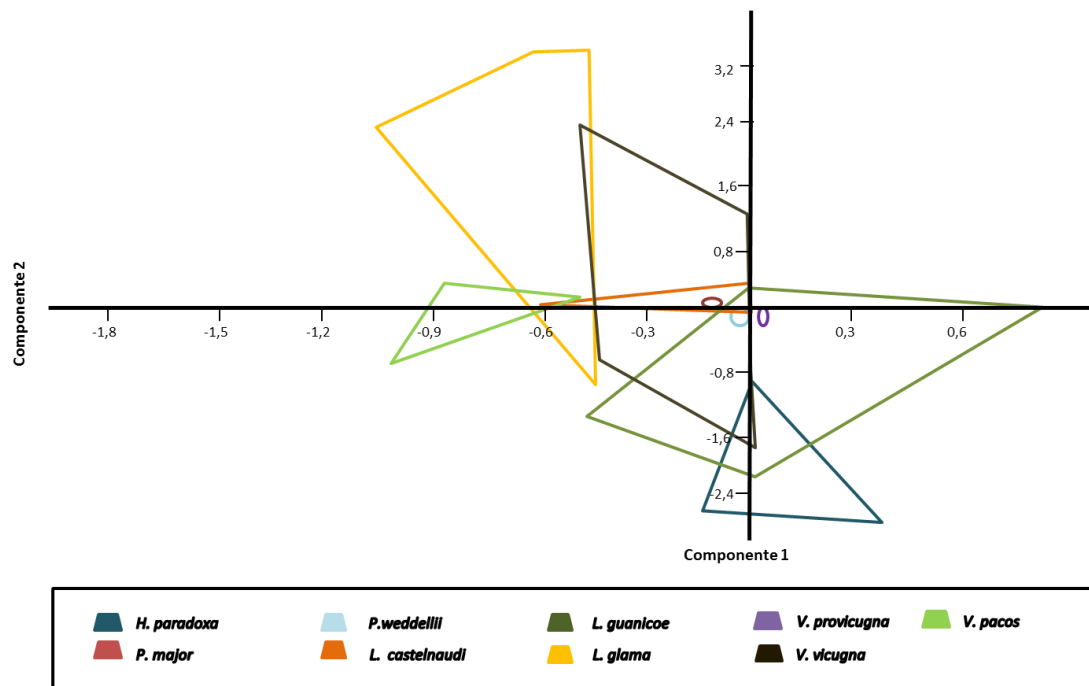


FIGURA 3. Proyección de los especímenes según valores del análisis de componentes principales, se comparan CP 1 vs CP 2 de las muestras de *H. paradoxa*, *P. major*, *P. weddellii*, *L. castelnaudi*, *L. guanicoe*, *L. glama*, *V. provicugna*, *V. vicugna* y *V. pacos*. Ver Tabla 2 para las correlaciones y porcentajes de la varianza.

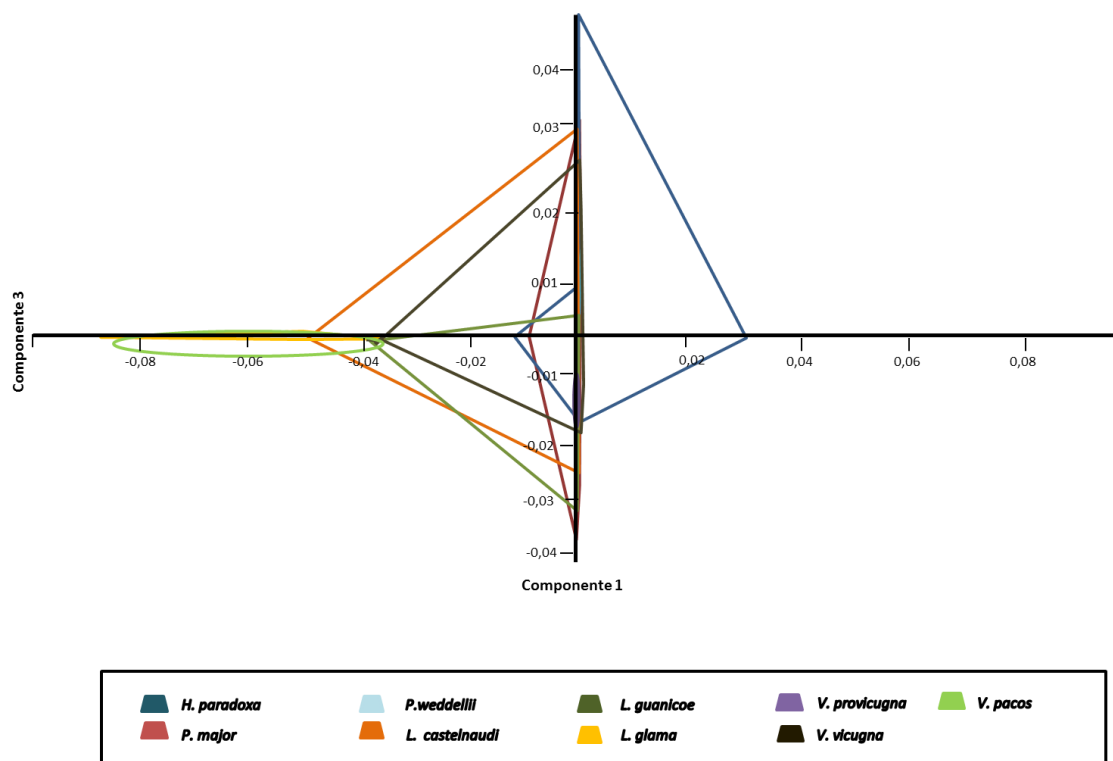


FIGURA 4. Proyección de los especímenes según valores del análisis de componentes principales, se comparan CP 1 vs CP 3 de las muestras de *H. paradoxa*, *P. major*, *P. weddellii*, *L. castelnaudi*, *L. guanicoe*, *L. glama*, *V. provicugna*, *V. vicugna* y *V. pacos*. Ver Tabla 2 para las correlaciones y porcentajes de la varianza.

2.5.2. Análisis filogenético

En el análisis filogenético se obtuvieron 490 árboles, el árbol de consenso estricto presentó 51 pasos, con un índice de consistencia (IC) de 0.46 y índice de retención (IR) de 0.76 (Figura 5). De acuerdo a este análisis, los caracteres no sustentan la diferenciación taxonómica entre *H. paradoxa*, *E. parallelus*, *L. castelnaudi*, *L. glama*, *L. guanicoe*, *P. weddellii* y *P. major*. Se observa politomía, por ello no existe suficientes autopomorfias que separen las especies de camélidos de la tribu Lamini. Si se excluye a *V. provicugna*, por presentar pocos datos, el género *Vicugna* podría considerarse monofilético. *Lama* en cambio es parafilético ya que incluye especies de *Palaeolama* en un clado. *Hemiauchenia* se encuentra en un clado más grande donde para mantener la estabilidad taxonómica es mejor considerarla como un linaje monofilético.

Estos resultados varían con respecto a la revisión realizada por Scherer (2013), donde *Vicugna* y *Palaeolama* fueron considerados monofiléticos, y que *Lama* y *Hemiauchenia* parafiléticos.

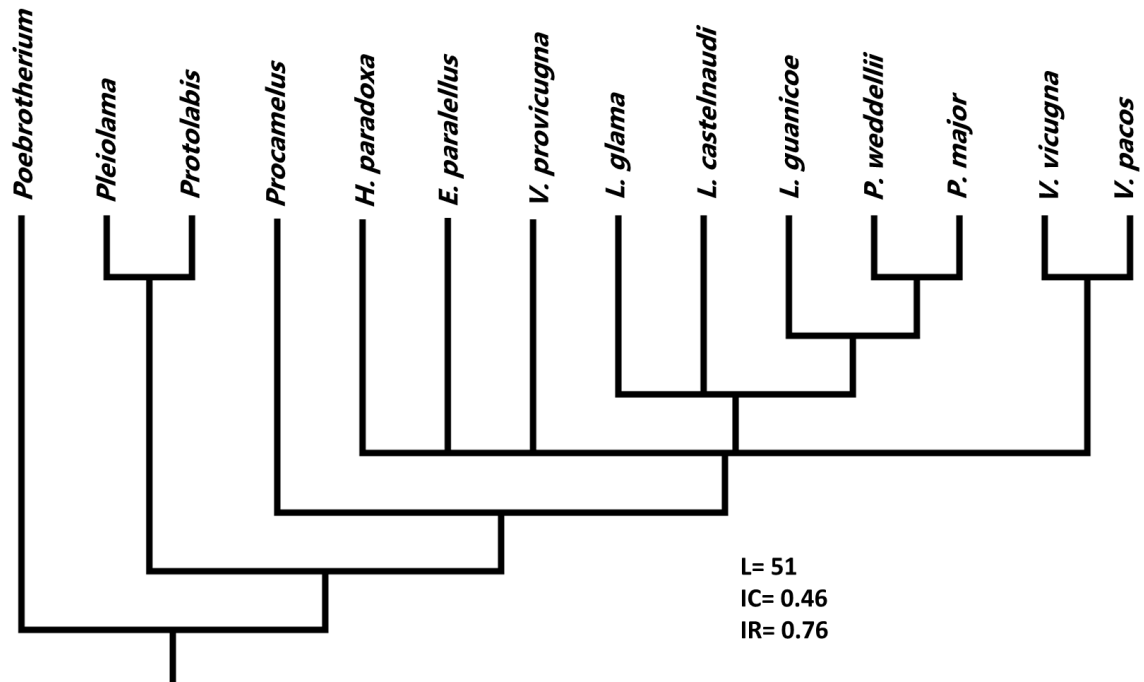


FIGURA 5. Análisis filogenético de las especies de camélidos de la Tribu Lamini, basado en Scherer (2013) con modificaciones. Se muestra el consenso estricto de 51 pasos, con un índice de consistencia (IC) de 0.46 e índice de retención (IR) de 0.76.

2.5.3. Revisión de caracteres

De los 59 caracteres analizados (ver Anexo 5), sólo 13 caracteres serán especificados por ser frecuentemente usados en la literatura para distinguir los géneros y especies de camélidos. Sólo los caracteres relacionados a los incisivos presentan solidez para la identificación a nivel de género, mas no a nivel específico.

Caracteres craneales

1. **Longitud y ancho del cráneo.** La longitud y ancho del cráneo fueron considerados caracteres diagnósticos para diferenciar las especies fósiles extintas frente a las vivientes. Cabrera (1935) consideró a *Palaeolama* como el camélido de mayor tamaño, mencionó que *Palaeolama* presenta el cráneo más largo que *Hemiauchenia* (Webb 1974, Webb & Stehli 1995, Ruez 2005, Scherer 2009). Con las pocas medidas compiladas, se pudo comprobar que las comparaciones no justifican la separación genérica. Sólo medidas absolutas separan *Hemiauchenia* y *Palaeolama* de los otros géneros, mas no los índices o proporciones, siendo estos últimos los más adecuados para realizar comparaciones (Anexo 3). Es necesario considerar que la división entre camélidos de mayor y menor tamaño podría corresponder a una disminución corporal a través del tiempo.
2. **Longitud del rostro.** Cabrera (1935) consideró que *Palaeolama* tuvo un rostro más largo (55% de la longitud total o índice de 0.55) que los camélidos conocidos. Por otro lado, Harrison (1979) que *Palaeolama* y *Hemiauchenia* tuvieron el rostro más largo que *Lama*. Scherer (2009) consideró que no había variación significativa entre géneros, sin embargo su matriz consideró que *Palaeolama* y *Hemiauchenia* sí presentaron rostros más largos. Scherer (2009) estableció la longitud del rostro en base a la mandíbula:.. *o comprimento do rosto foi calculado através de medidas da mandibula, seguindo o trabalho de Cabrera (1931)*. Pero Cabrera (1935) consideró el rostro desde el borde anterior de las órbitas hacia delante. En nuestro análisis, siguiendo lo establecido por Cabrera (1935), el rostro de *Lama* y *Vicugna* también

son largos como *Hemiauchenia*, la apariencia de rostro. Según valores absolutos de la longitud del rostro, *H. paradoxa* (203.5) presenta un rostro más largo que *L. guanicoe* (160.1), *L. glama* (176.0), *V. pacos* (152.5) y *V. vicugna* (116.7). Pero comparando los índices obtenidos (Anexo 4) de cada especie, no existe una diferenciación significativa, *H. paradoxa* (0.49), *L. guanicoe* (0.57), *L. glama* (0.63), *V. pacos* (0.63) y *V. vicugna* (0.50).

- 3. Presencia PM3.** Con respecto a la presencia del PM3, López-Aranguren (1930) señaló su variabilidad en *Lama* y *Vicugna*, mientras que Guérin y Faure (1999) lo caracterizó como presente en *Palaeolama*. Recientemente Scherer (2009) lo calificó como presente en *Palaeolama*, probable en *Hemiauchenia* y ausente en *Lama* y *Vicugna* en su matriz (Scherer 2009, p. 265) pero en su fotografía de *L. guanicoe* mostró presencia de PM3. De las comparaciones con material actual de *Lama* y *Vicugna* se observó que el PM3 está presente en algunos especímenes, confirmándose que este no puede ser un carácter diagnóstico para géneros, su presencia es variable (Figura 6).



FIGURA 6. Presencia de PM3 en las maxilas de: a) *P. major*, b) *P. weddellii*, c) *H. paradoxa*, d) *L. guanicoe*, e) *L. castelnaudi*, f) *V. vicugna* y g) *L. glama* y h) *V. pacos*. Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto g) y h) que corresponden a material comparativo actual. Escala: 50mm.

4. Presencia de PM2. Mencionamos este carácter porque en un primer momento sirvió para la designación del género *Hemiauchenia*, la presencia de este PM2 (Figura 7) al parecer correspondió a un DPM3 (López-Aranguren 1930). Luego se consideró ausente el PM2 en todos los Lamini (Harrison 1979).

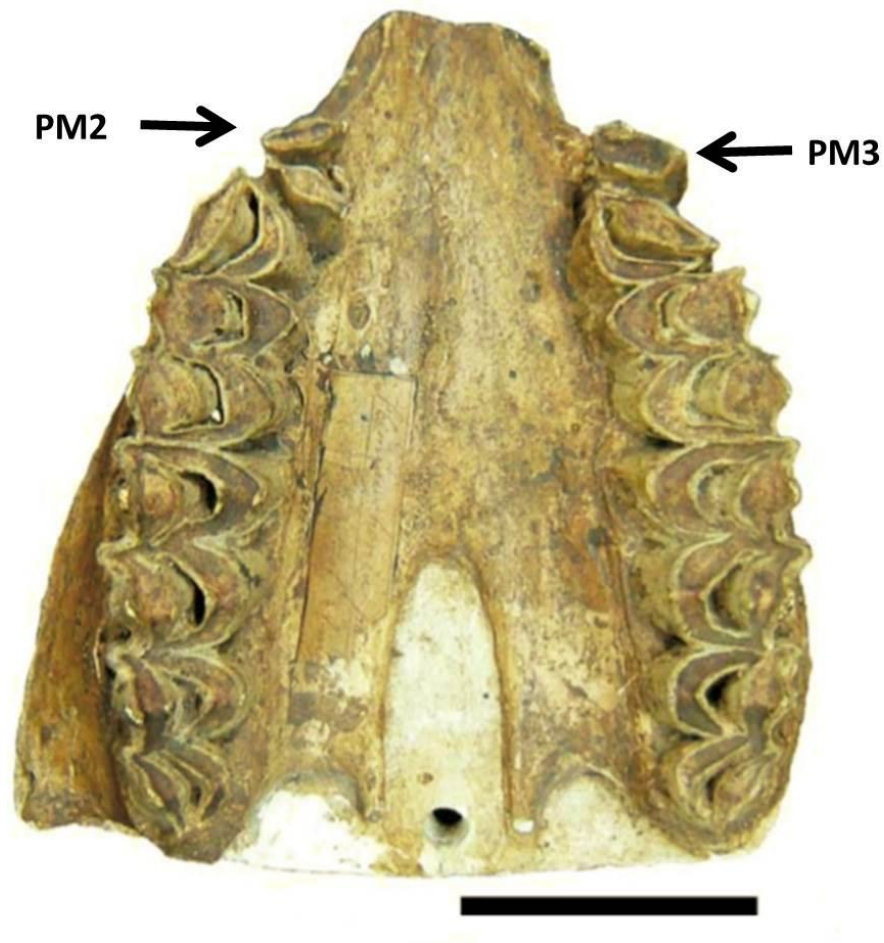


FIGURA 7. Holotipo de la maxila de *Hemiauchenia paradoxa*, se muestra lo considerado PM2 como carácter de este género. Imagen tomada de Scherer (2009). Escala: 50mm.

5. Columnas accesorias interlobulares molares superiores (endostilo). Este carácter fue uno de los más usados para la determinación de camélidos, sin embargo su presencia resultó ser muy contradictorio en la misma literatura. Ameghino (1889) y Webb (1974) consideraron estas columnas presentes sólo para *Hemiauchenia*, pero otros autores los consideraron presentes también en *Palaeolama* (López-Aranguren 1930, Cabrera 1932, 1935, Guérin & Faure 1999). *Palaeolama* y *Hemiauchenia* fueron considerados un mismo género por la presencia de columnas interlobulares relacionados más al desgaste dentario que a un carácter diagnóstico (Hoffstetter 1952, Guérin & Faure 1999). Ameghino (1889) luego de revisar el mismo material descrito antes por Gervais y Ameghino (1880),

consideró la presencia de esta columna interlobular como propio de *Hemiauchenia*, como ya se mencionó este material era de un individuo juvenil, según López-Aranguren (1930) *Hemiauchenia* presentó dientes deciduos con algunas deformaciones en la dentición, esto confirmaría que este es un carácter variable por edad. En las comparaciones con muestras actuales, se encontró una muesca de una columna interlobular (en la base de la corona) en M1 o M2 de dos individuos muy juveniles, esto implicaría una relación probablemente por edad y el desarrollo de la serie dentaria o una malformación aislada (Figura 8).

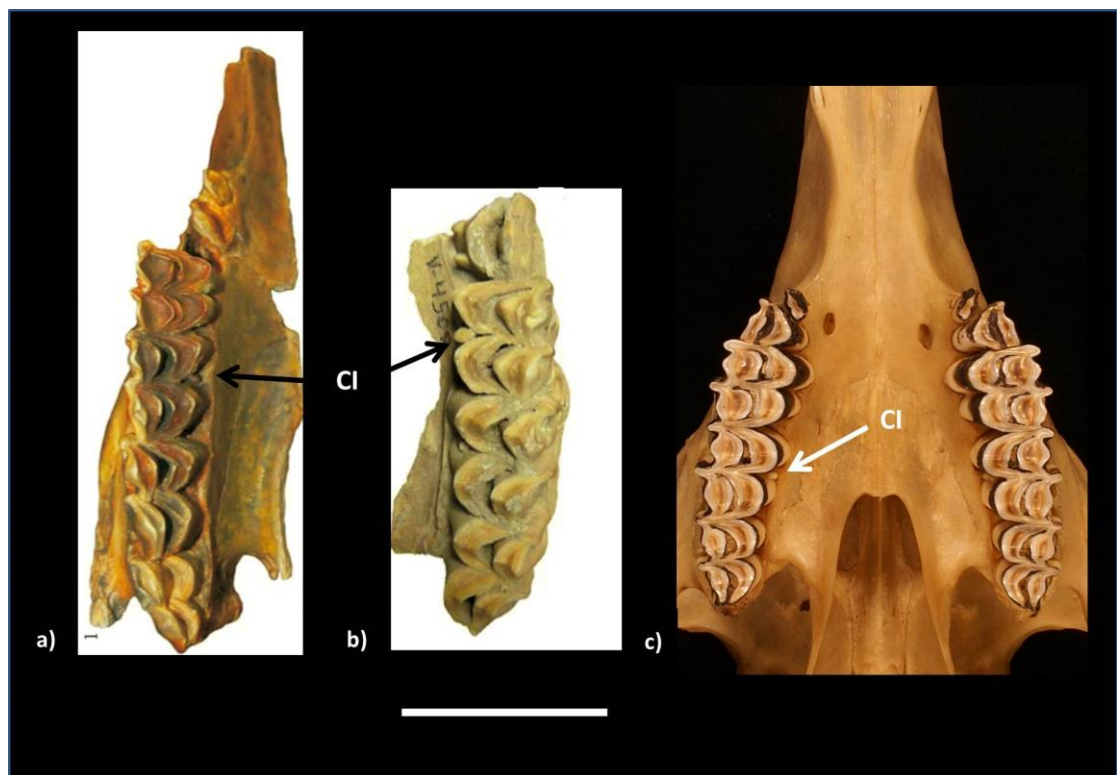


FIGURA 8. Presencia de columnas interlobulares (CI) en maxilas de: a) *P. major*, b) *P. weddellii* y c) *V. pacos*. Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto c) corresponde a material comparativo actual. Escala: 50mm.

6. **Forma de lofos linguales (endolofos) y labiales (ectolofos).** Webb (1974) mencionó que *Palaeolama* tendría los ectolofos de los molares superiores de forma más angulares con respecto a *Hemiauchenia*. Mientras que Scherer (2009) consideró que en *Palaeolama* los endolofos de los molares inferiores de forma angular y en *Lama* redondeada. Sin embargo, la forma angular de los ectolofos y

redondeada de los endolofos es característica en todos los camélidos de la tribu Lamini. Además este es un carácter muy relativo, debido a que la percepción de una mayor curvatura puede ser por el desgaste dentario (Figura 9).

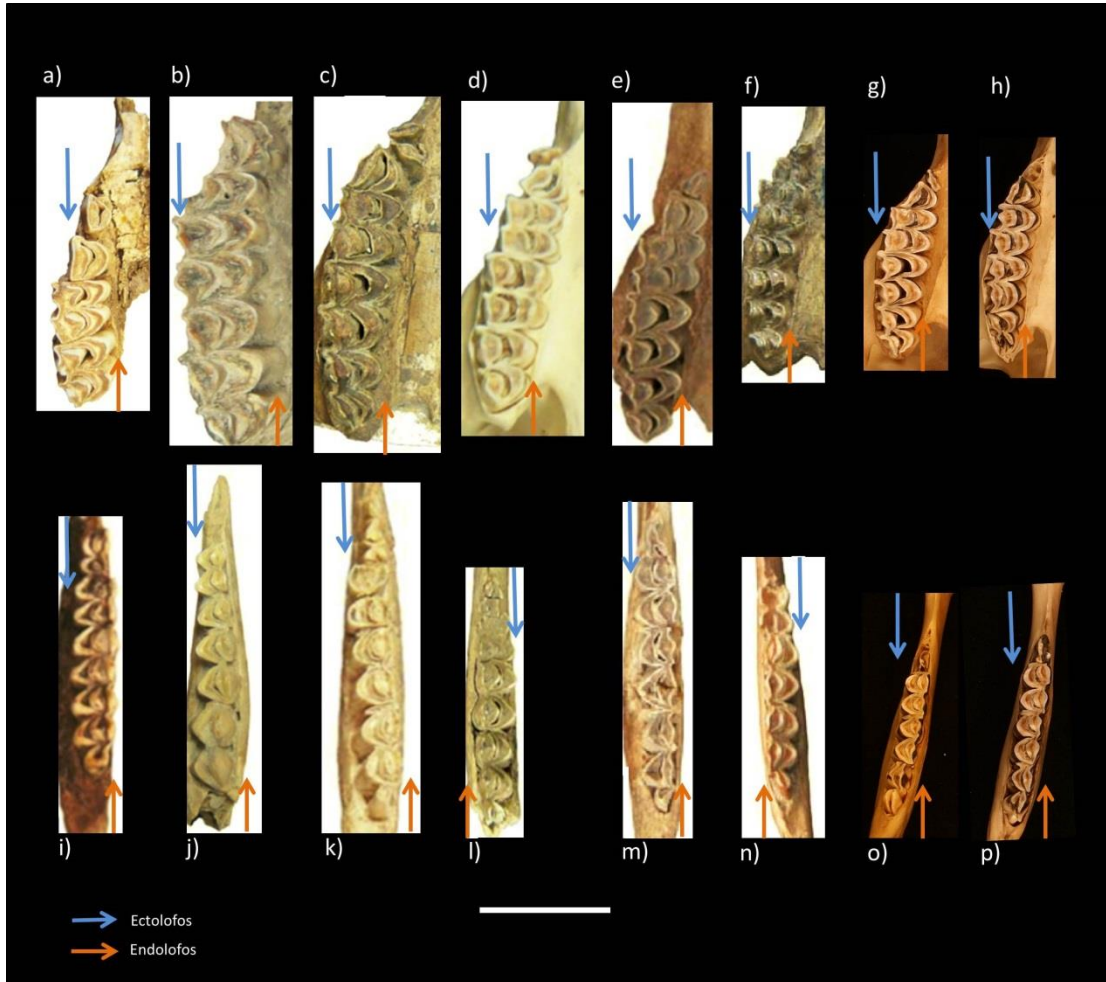


FIGURA 9. Parte superior las maxilas y parte inferior mandíbulas de a y i) *P. major*, b y j) *P. weddellii*, c y k) *H. paradoxa*, d y l) *L. guanicoe*, e y m) *L. castelnaudi*, f y n) *V. vicugna*, g y o) *L. glama*, h y p) *V. pacos*. Escala: 50mm.

7. Longitud de sínfisis mandibular. La sínfisis mandibular fue considerada más larga para *Palaeolama* (Cabrera 1935, Webb 1974, Guérin & Faure 1999). En los análisis de componentes principales este fue uno de los caracteres con mayor factor entre las variables, siendo los índices de *H. paradoxa* (0.29) mayor que *P. major* (0.28) y *P. weddellii* (0.29), y estos a su vez mayores que *L. guanicoe* (0.25),

L. glama (0.25), *V. vicugna* (0.25) y *V. pacos* (0.24). Sin embargo muy bajo para sustentar la separación de especies en base a caracteres morfométricos.

8. **Forma e imbricación de incisivos inferiores.** De todos los caracteres analizados, la forma de los incisivos e imbricación resultaron ser diagnósticos. Se distingue *Vicugna* por presentar incisivos de forma cilíndrica y con mínima imbricación entre ellos, mientras que los otros géneros incisivos espatulados e imbricados, soportando la determinación en base a los incisivos dada por Miller 1924 (Figura 10).

9. **Esmalte, faceta desgate y raíz en incisivos inferiores.** La presencia de una capa gruesa de esmalte en la cara lingual y labial es diagnóstica para *Lama*, mientras que en *Vicugna* sólo está presente en la cara labial (Scherer 2009). La faceta de desgaste en bisel para *Vicugna* frente a *Lama*, está relacionado al habito alimenticio (Menegaz et al. 1989). La raíz de *Vicugna* es considerada abierta frente a *Lama*. Pero estos caracteres permiten diferenciarlos sólo a nivel de géneros (Figura 10).



FIGURA 10. Incisivos de: a) *L. glama*, presenta forma espatulada, notoria imbricación, esmalte en cara labial y lingual, faceta de desgaste no biselada; b) *V. pacos*, presenta forma cilíndrica, ligera imbricación, esmalte en cara labial, faceta de desgaste en bisel. Escala: 20mm.

10. **Presencia de pm3.** Considerado variable por López-Aranguren (1930) en *Lama* y *Vicugna*. Hoffstetter (1952) cuestionó dicha presencia como carácter válido para *Palaeolama* y mencionó que Rusconi (1930) habría usado este carácter para incluir algunos fósiles de *Lama* y *Vicugna* en *Palaeolama*. Guérin y Faure (1999) consideraron su presencia válida como diagnóstico en *Palaeolama* y este podría ser variable en *Lama* y *Vicugna*. Scherer (2009) consideró su presencia también en *Hemiauchenia*, y aunque no lo designó como un carácter diagnóstico su matriz (Scherer 2009, p. 265) indica que *Lama* y *Vicugna* tienen el pm3 ausente (Figura 11).

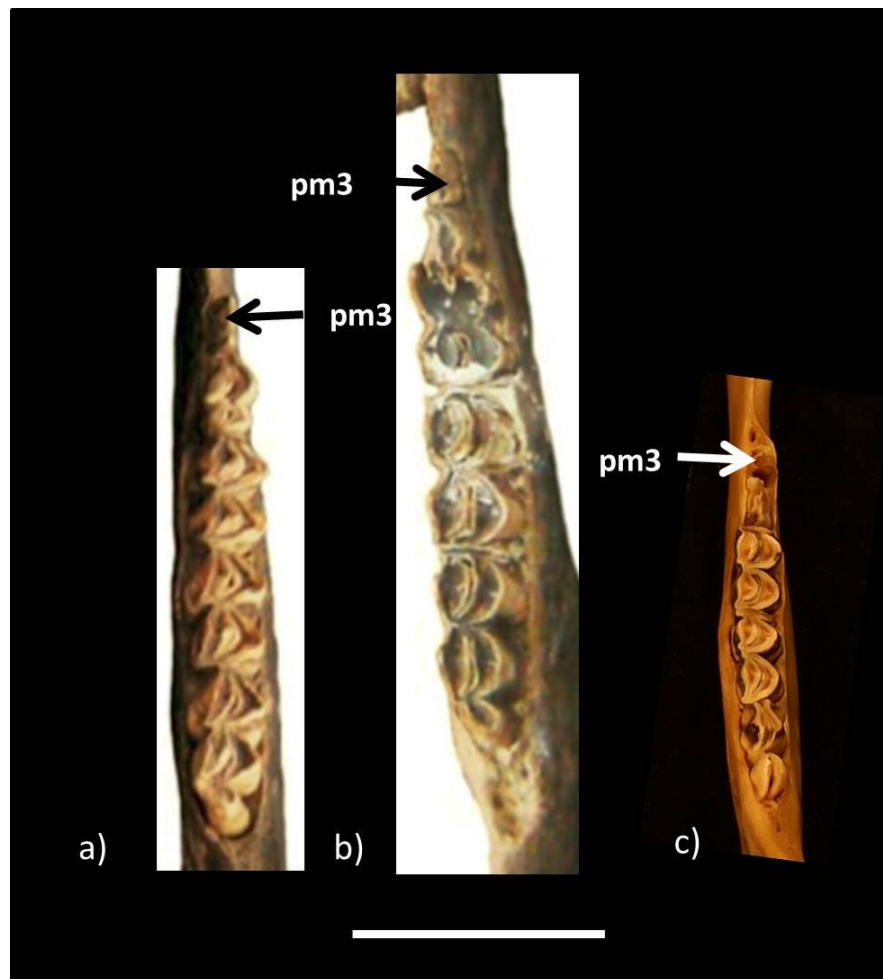


FIGURA 11. Presencia de pm3 en las mandíbulas de: a) *P. major*, b) *H. paradoxa* y c) *V. pacos*. Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto c) que corresponde a material comparativo actual. Escala: 50mm.

11. Estilo anteroexterno en molares inferiores o protoparaestilidos (llama buttress). La mayoría de los autores señalaron que *Palaeolama* presentó menor desarrollo del estilo protoparaestilido o “*llama buttress*” frente a otros géneros (Webb 1974, Harrison 1979, Webb & Stehli 1995, Guérin & Faure 1999, Scherer 2009). Mientras que *Hemiauchenia* podría o no tener desarrollado *llama buttress* (Webb 1974, Harrison 1979, Webb & Stehli 1995, Ruez 2005, Scherer 2009, Bravo et al. 2012), pero en las fotos de Scherer (2009) los fósiles de *Palaeolama* muestran poco desarrollo de este estilo. En la revisión de muestras actuales, *L. glama* y *V. pacos*, se evidenció que su presencia es variable (Figura 12).

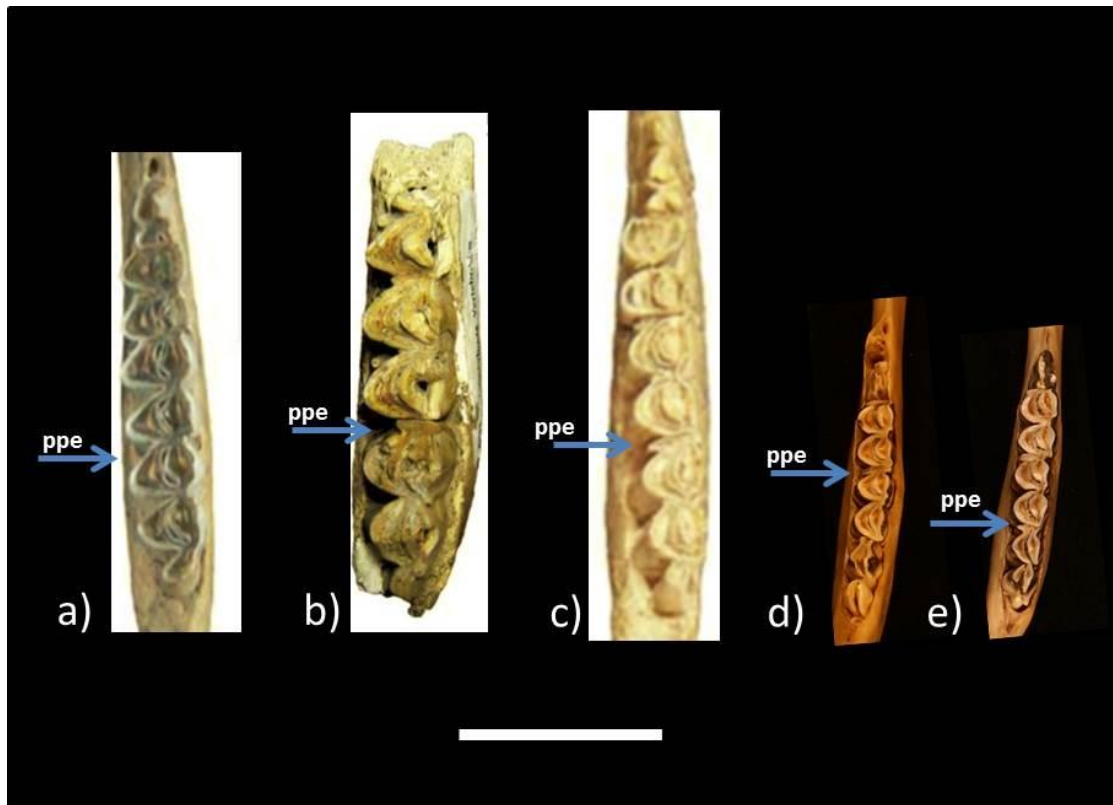


FIGURA 12. Desarrollo del protoparaestilido o “llama buttress” (ppe) en molares inferiores de: a) *P. major*, b) *P. weddellii*, c) *H. paradoxa*, d) *L. glama* y e) *V. pacos*. Imágenes tomadas de Scherer (2009) excepto d y e) que corresponde a material comparativo actual. Escala: 50mm.

Postcraneales

- 12. Longitud del metacarpo con respecto al húmero.** Cabrera (1935) consideró que *Palaeolama* tendría metacarpos más largos que el húmero (cerca del 18% o índice de 1,18). Mientras que Scherer (2009) consideró que *Hemiauchenia* posee los metacarpos más largos (índice 1.18) y que este carácter sería diagnóstico. Si bien en la presente investigación no se pudo contrastar esta proporción por déficit de estas partes anatómicas, los análisis morfométricos con datos compilados en la literatura mostraron que fueron mínimas las diferencias entre los géneros. Además debe considerarse que las comparaciones realizadas en fósiles no correspondieron a un mismo individuo, si bien se consideró compararlo entre las mismas especies, no se puede aseverar que estas diferencias de longitudes se cumpla en los individuos de una determinada especie.
- 13. Metatarsos con respecto a metacarpos.** Este carácter resultó muy relativo. Para *Hemiauchenia* y *Palaeolama* los metatarsos serían más cortos que los metacarpos, contrario en *Lama* y *Vicugna* (Harrison 1979). Es cuestionable poder realizar una relación entre los metapodios (metacarpo frente a metatarso) pues las piezas comparadas no correspondieron a un mismo individuo. Como se registró en el análisis de componentes principales, los rangos métricos entre especies se superponen.

2.5.4. Edad biológica

Según la determinación etaria realizada por Wheeler (1999) en muestras de *V. pacos*, el fósil MUSM 497 *Lama* sp. correspondió a un individuo juvenil de aproximadamente 36 meses, por presentar en el lado izquierdo de la maxila un espacio correspondiente al alveolo de un dpm4 y ausencia de M3 tanto en la maxila y mandíbula. Además las suturas a nivel craneal y las epífisis de los huesos largos no están fusionados como en un adulto (Figura 13).

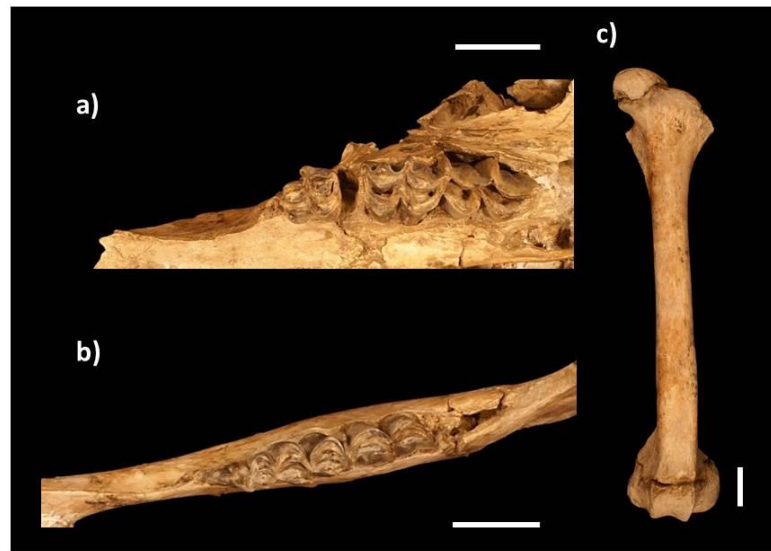


FIGURA 13. Determinación de la edad biológica del fósil MUSM 497, a) Serie molariforme de maxila, b) Serie molariforme de mandíbula y c) Fémur mostrando la fusión incompleta de las epífisis. Escala: 20mm.

2.5.5. Descripción morfológica

El cráneo es relativamente corto (225.0 mm) y ancho (121.6 mm). Rostro corto (92.0 mm, menos de la mitad de longitud total del cráneo). La parte central del frontal ligeramente hundida y el borde supraorbitario con dos escotaduras principales, los agujeros y surcos supraorbitarios notorios y ligeramente convergentes hacia el centro. Apófisis cigomática frontal es ancha. Área del frontal y parietales de forma equilátera. Caja craneana ancha pero sin ensanchamiento notorio hacia la parte caudal y los parietales más convexos longitudinalmente. Fosa temporal derecha con dos aberturas accesorias del meato temporal o forámenes postglenoideos ovaladas y separadas por protuberancia muy delgada, a manera de un puente entre ambas (Cabrera 1935, Harrison 1979). Cresta nuchal desarrollada y la sagital con poco desarrollo. Parte anterior del maxilar con leve estrechamiento en la parte central del diastema y su superficie ventral es ligeramente cóncava. El palatino inicia a la altura del paracono del M2, la región anterior de forma parabólica. Presenta dos orificios palatinos mayores a

altura media del M1 y sólo un orificio palatino menor derecho (el lado izquierdo está fragmentado). El ancho posterior del paladar a la altura de M2 (35.0 mm) es menor que la longitud de M1 y M2 (39.2 mm). La hendidura del palatino es muy estrecha o aguda, forma de V invertida, cuyo vértice inicia en el paracono de M2; y la lámina perpendicular palatina es casi la cuarta parte de longitud de la horizontal. Las fosas posteriores palatinas son cóncavas y redondeadas, llegan hasta la parte posterior del M2. No presenta espina nasal posterior. Esfenoides y basiesfenoides muy fragmentados, este último desfasado del basioccipital. Apófisis anterior interna de la fosa temporal a manera de gancho desarrollado. Bulla timpánica ancha, inflada y redondeada, y debido a la fragmentación del borde anterior, no se confirmó la presencia de apófisis peristafilina. El foramen estilomastoideo es mayor que el petroccipital. Superficies condilares occipitales son ligeramente convexos y la incisura intercondilar estrecha. Fosas condilares ventrales son profundas y con canales para el nervio hipogloso.

En vista lateral, el foramen infraorbitario es de forma semilunar e inicia a altura de la mitad del M1. No se distingue la presencia de fosas lacrimales debido a su fragmentación. Presenta orbitales grandes, con diámetro anteroposterior de 45.3 mm (20.1% de longitud total craneal) e inician a la altura del M2. Arco cigomático es ancho y corto, la apófisis cigomática del hueso temporal es delgada a manera de cuña. El proceso postglenoideo es muy pequeño. El foramen auditivo de forma circular. La apófisis paracondilar está al mismo nivel de los cóndilos occipitales, y estos más proyectados que la bulla timpánica. El occipital en vista lateral es casi recto, pero por la deformación está inclinado anteroventralmente (Figura 14).

La serie molariforme consta de dos molares, pero también de alveolos para un PM4 (con dos orificios para las raíces). Los molares presentan un gran desarrollo del mesostilo, ausencia de endostilo o columnas interlobulares y de protostilo. Las fosas talónicas y trigónicas son del mismo tamaño y forma. Las cuatro cúspides son

cóncavas en su zona central. Los bordes labiales de los paraconos y metaconos tienen una proyección curvada sólo en su parte central, mientras que los protoconos e hipoconos tienen bordes redondeados a manera de U. El metastilo del M1 se ubica hacia la parte media del borde anterior, aparentando un pequeño lóbulo. En la maxila izquierda, entre el PM4 y M1 existe un espacio donde probablemente se habría ubicado un diente deciduo (dPM4). Desgaste dentario leve a moderado, excepto en los M2 que evidencian una reciente erupción por la ausencia de crestas definidas (Figura 15).



FIGURA 14. Cráneo del fósil MUSM 497. Izquierda: vista dorsal, derecha: ventral y abajo: lateral. Escala 20mm.



FIGURA 15. Serie molar superior del fósil MUSM 497. Escala 20mm.

La mandíbula es delgada, relativamente corta (175.0 mm) y con poca divergencia de ambas ramas horizontales (menor a 30° de apertura). La sínfisis mandibular es la quinta parte de la longitud total (36.6 mm), extendiéndose su borde posterior hasta la tercera parte anterior del diastema. No presenta caninos, por ello el diastema es considerado desde el borde posterior del i3 hasta el borde anterior de la serie molariforme. La altura mandibular es creciente de pm4 a m1 (20.3 y 26.2 mm, respectivamente) y su borde inferior es ligeramente convexo. El borde inferior de la sínfisis mandibular es recto y su parte posterior cóncavo, generando una protuberancia en su punto de unión. Presenta el foramen mental alargado y ubicado a 5 mm antes del borde posterior de la sínfisis. La rama vertical está inclinada ligeramente hacia atrás, con 130° de abertura con respecto a la horizontal. La fosa masetérica no es pronunciada. El proceso angular es redondeado y proyectado más afuera que el borde posterior del proceso condilar, la distancia entre estos dos (36.5 mm) es casi la mitad de la longitud de la base mandibular hasta el proceso condilar (74.2 mm). El cóndilo mandibular es alargado (16.0 mm) y convexo. La incisura mandibular es cóncava. El

proceso coronoides recto, delgado e inclinado hacia atrás, su longitud (40.5 mm) casi un tercio de la altura total de la mandíbula (118.0 mm) (Figura 16).

Sólo conserva dos incisivos del lado derecho i2 y i3, los cuales son planos, de forma espatulada, aunque sus bordes laterales son más proyectados que los mediales. La corona definida y diferenciable de la raíz, ésta última es cónica. La serie molariforme está conformada por pm3, dpm4, m1 (este último recién erupcionado). El pm4 en vista ventral tiene forma triangular, m1 presenta el proto y paraestílido bien desarrollado y las cúspides son altas sin evidencia de un desgaste pronunciado (Figura 17).



FIGURA 16. Mandíbula del fósil MUSM 497. Arriba: vista lateral y abajo: ventral. Escala 20mm.



FIGURA 17. Serie molar inferior del fósil MUSM 497. Escala 20mm.

Miembros anteriores

El húmero izquierdo es corto (194.5 mm) y delgado (18.9 mm en diáfisis). La cabeza humeral no es muy desarrollada y los tubérculos presentan pérdida de estructura, sin embargo se distingue que el tubérculo mayor sería más alto que la cabeza. La tuberosidad deltoidea está mínimamente desarrollada. Foramen nutricio ubicado a dos tercios de la parte inferior. Fosa del olécranon forma de U invertida en su borde superior y en su interior presenta un orificio. El epicóndilo medial más ancho (12.3 mm) y ligeramente proyectado hacia atrás frente al epicóndilo lateral (9.4 mm) (Figura 18).

El radio-ulna izquierdo más largo que el húmero (283.5 mm). La ulna tiene la tuberosidad del olécranon desarrollado, lateralmente aplanado y el borde redondeado. El ápice de la tuberosidad está fragmentado y desplazado ligeramente. En vista lateral, el proceso anconeus no termina en punta y la incisura troclear es muy redondeado. La parte proximal y distal muy fusionados con el radio, por ello los espacios interóseos anterobraquiales respectivos ausentes. Foramen nutricio alargado. Cuerpo o parte media de la ulna muy delgado y plano, y la parte distal casi triangular. La apófisis estiloides termina un poco antes que el radio. El radio es dorso-ventralmente aplanado y curvado hacia la parte dorsal. En la parte proximal, la faceta articular lateral de la cabeza es ligeramente más pequeña y ubicada más alta que la medial. La tuberosidad

radial triangular y no muy desarrollada, pero hacia la parte medial esta tuberosidad genera una concavidad. En la parte distal, el proceso estiloide medial es convexo y proyectado lateralmente, mientras el lateral es recto. No se observa la fosa para la inserción del músculo extensor del cuerpo radial. Las superficies articulares para los huesos carpales están desnivelados de manera escalonada (Figura 19). Los huesos carpales presentes en este registro son pisiforme, cuneiforme, unciforme y magnum o tercer carpal (Figura 20).



FIGURA 18. Húmero izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: vista ventral, centro: dorsal y derecha: lateral. Escala 20mm.



FIGURA 19. Radio-cúbito izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: vista dorsal, centro: ventral y derecha: lateral. Escala 20mm.

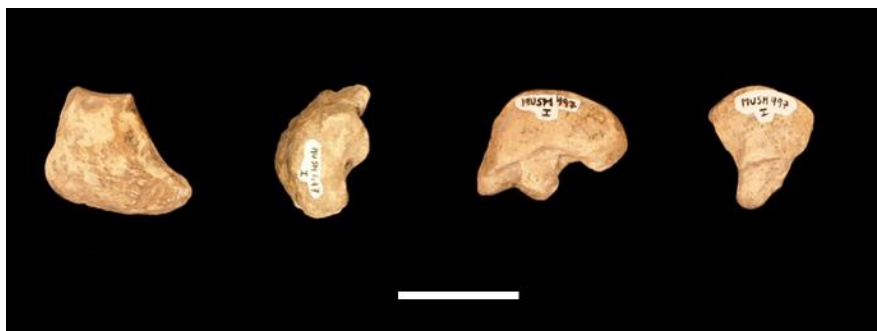


FIGURA 20. Huesos carpales del fósil MUSM 497. Izquierda a derecha: pisiforme, cuneiforme, unciforme y magnum. Escala 20mm.

Los dos metacarpos son más largos que el húmero (209.0 mm) pero más cortos que el radio-ulna. Conformado por la fusión de los metacarpos III y IV, sin embargo es notorio el surco longitudinal dorsal que se expande a lo largo de ellos. En la parte proximal, el metacarpo III está más alto que el IV, pero ni su tuberosidad ni tubérculo son desarrollados. En la parte medial, la cara dorsal es ligeramente convexa y la cara ventral es muy cóncava. En la parte distal, las facetas articulares no están bien fusionadas. La incisura intertroclear desde las trócleas es alargada (9.8 mm) y su divergencia es mínima (3.5 mm de separación entre ellas). Superficies de facetas articulares presentan las crestas sagitales que inician en la parte media y continúan hacia la parte posterior. En vista craneal, el borde externo del metacarpo III es casi recto y presenta una fosa profunda, mientras que el metacarpo IV es redondeado (Figura 21).



FIGURA 21. Metacarpo izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal, parte superior porción proximal y parte inferior porción distal. Derecha: Vista lateral izquierda. Escala: 20mm.

Las falanges proximales son más delgadas y largas (66.8 mm) que las del miembro posterior. Poseen un surco posterior central. Las superficies de las facetas articulares distales presentan una inclinación lateral externa. Las falanges mediales son más cortas, sin surcos posteriores y en vista lateral presentan una forma más cónica hacia la parte distal. Las falanges distales no se conservaron (Figura 22).



FIGURA 22. Parte superior falanges proximales e inferior falanges mediales. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20mm.

Miembros posteriores

El fémur izquierdo más conservado que el derecho, este último presenta pérdida del epicóndilo lateral. Las epífisis no están completamente fusionadas. El fémur es largo (272.0 mm) y delgado (19.9 mm en diáfisis). En la parte proximal de ambos fémures falta el trocánter mayor, pero probablemente se ubicaría más abajo que la cabeza. La fosa de la cabeza es alargada. El trocánter poco desarrollado. La fosa trocantérica es profunda pero no extensa. En la parte medial, la tuberosidad supracondilar y la línea áspera son notorias, ésta última no bifurcada. Foramen nutricio está ubicado hacia la parte medial. En la parte distal, la tróclea femoral es asimétrica, con el tubérculo lateral de la tróclea más desarrollado y proyectado. La cara poplítea es ligeramente cóncava. El epicóndilo medial es más alto y recto que el lateral. La fosa intercondilar orientada lateralmente. La fosa extensora ubicado en la parte lateral (Figura 23).



FIGURA 23. Fémur izquierdo del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20 mm.

La tibia izquierda más conservada que la derecha, esta última con pérdida de las epífisis. En la parte proximal, los cóndilos medial y lateral están al mismo nivel, sin embargo la eminencia intercondilar medial es ligeramente más alta que la lateral. Los

surcos extensorio y tuberosidad tibial desarrollados y orientados hacia la parte lateral. Foramen nutricio ubicado en el cuarto anterior de la longitud total de la tibia. En la parte medial, el cuerpo tibial ligeramente aplanado dorso-ventralmente y curvado. No es evidente la línea poplítea. En la parte distal, el maléolo medial y la cóclea tibial están casi al mismo nivel, pero el maléolo más profundo que la cóclea tibial, y ésta última es redondeada. El surco maleolar se extiende hasta el nivel de la cresta articular (Figura 24).



FIGURA 24. Tibia derecha del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20 mm.

La rótula derecha más conservada que la izquierda. Su longitud es 46.2 mm y su ancho máximo 21.9 mm. En vista dorsal, tienen forma ovoide. No presentan un ápice patelar aguzado. Sólo una leve escotadura hacia la parte interna de la base. En vista lateral, de forma semilunar y más grueso en la zona del ápice (Figura 25). Los únicos tarsales registrados son el cuboide y entocuneiforme. El primero presenta una fisura en la parte media, pero en general está conservada, mientras que el entocuneiforme es de forma circular (Figura 25).

Ambos calcáneos bien conservados. Su longitud es de 81.7 mm y su ancho máximo 28.8 mm. El tubérculo calcáneo es recto y grueso. El proceso coracoides es ancho y ovalado, y la superficie articular casi plana. Tallo sustentacular redondo. La forma de la región distal es un triángulo isósceles. Ambos astrágalos presentes. El astrágalo casi simétrico, siendo más largo (37.8 mm) que ancho (28.8 mm). Presenta las superficies articulares simétricas (Figura 25).



FIGURA 25. Arriba: izquierda: rótula derecha, vista dorsal; derecha vista ventral. Centro: Tarsales del fósil MUSM 497. Izquierda vista dorsal de entocuneiforme, derecha vista dorsal de cuboide. Abajo: Calcáneo derecho. De izquierda a derecha: Vista frontal, lateral, medial y dorsal. Escala: 20mm.

El metatarso derecho más conservado que el izquierdo. Son más largos (218.0 mm) y delgados que los metacarpos. La cara articular tarsal desarrollada, pues posee una tuberosidad plantar muy desarrollada. La línea dorsal medial presente a lo largo de la fusión de los metatarsos III y IV, pero es más tenue en la parte central. Presenta dos forámenes nutricios. Las caras articulares distales no bifurcan marcadamente. La incisura intertroclear es menor (4.0 mm) que en metacarpos y su longitud es 5.0 mm, por ello las facetas articulares distales no parecen divergir mucho (Figura 26).



FIGURA 26. Metatarso derecho. Izquierda: Vista ventral. Centro: Vista dorsal. Derecha: Vista lateral. Escala: 20mm.

Las falanges proximales, son más cortas (59.8 mm) que las del miembro superior. Las facetas articulares distales presentan una inclinación lateral externa. Las falanges

mediales más cortas que las anteriores, sin surcos posteriores y en vista lateral presentan una forma más cónica hacia la parte distal (Figura 27).



FIGURA 27. Falanges proximales del miembro posterior. De izquierda a derecha: Vista ventral, dorsal y lateral. Escala: 20mm.

Cintura escapular y pélvica

Sólo se conserva parte anterior de la escápula izquierda. Presenta la cavidad glenoidea y parte del proceso coracoides. La cintura pélvica, tanto lado izquierdo y derecho bien conservados, aunque faltan los bordes de la tuberosidad coxal y rama caudal del pubis. En general, su longitud total estimada es 188.0 mm. El ilión es grueso (8.5 mm). La cresta iliaca de forma triangular con una marcada tuberosidad iliaca para la inserción del sacro. El foramen obturador de forma elíptica, con el diámetro craneal-caudal de 49.6 mm. El diámetro del acetábulo es 33.9 mm y su escotadura es ancha (16.7 mm) (Figura 28).



FIGURA 28. Pelvis del fósil MUSM 497. Izquierda: Vista ventral. Derecha: Vista dorsal. Escala: 20mm.

Columna Vertebral

Conformada por 30 vértebras en total. Las cervicales son 7 en total. El atlas es bien ancho (24.2 mm) frente al largo (28.8 mm), con bordes laterales redondeados. Presenta el borde anterior del arco dorsal escotada hasta un tercio de la longitud total y en forma de U. El canal de cada foramen alar es profundo y se extiende hasta el borde de la vértebra. El arco ventral es ancho y recto. El axis es largo (101.0 mm), con una ligera estrechez en la parte central (16.9 mm). Está fragmentado en el lado dorsal izquierdo. Presenta el diente vertebral desarrollado y de forma triangular. Apófisis articular craneal redondeada, los forámenes vertebrales lateral y ventral de similar tamaño. La espina ventral no es muy desarrollada. La incisura ventral caudal no muy cóncava. Las 5 vértebras restantes son de cuerpo vertebral cilíndrico, el cual va disminuyendo en longitud en las más distales, mientras que las facetas articulares se van alargando respectivamente. Las superficies de las facetas articulares craneales y caudales son casi planas y de orientación oblicua. La espina dorsal más desarrollada y los procesos transversales se expanden notoriamente (Figura 29).

Las torácicas son 12, presentan un cuerpo vertebral más largo y más ancho que las cervicales. El proceso espinoso es muy desarrollado y largo, siendo casi el doble de la longitud del cuerpo vertebral. Las superficies del cuerpo vertebral caudal tienden a ser planas. Las lumbares son 7, siendo más largas y delgadas de la lumbar 1 a la 5. Las vértebras del sacro son 4 y no están bien fusionadas. El cuerpo vertebral es ancho. Las vértebras distales son más pequeñas, pero conservan las mismas proporciones. Las facetas articulares del S1 son bien proyectadas. La cara articular caudal es cóncava (Figura 29).

Costillas

La mayor parte están fragmentadas y mantenidas en el bloque original del fósil. Sólo se ha podido liberar 8 costillas del lado derecho y 9 del izquierdo. Su ancho promedio en la parte central es 13.8 mm (Figura 30).



FIGURA 29. Vérttebras del fósil MUSM 497. De izquierda a derecha: vista dorsal, ventral y lateral. De arriba hacia abajo: atlas, axis, cervical 5, torácicas 9 y 10, lumbar 3 y sacro. Escala 20mm.

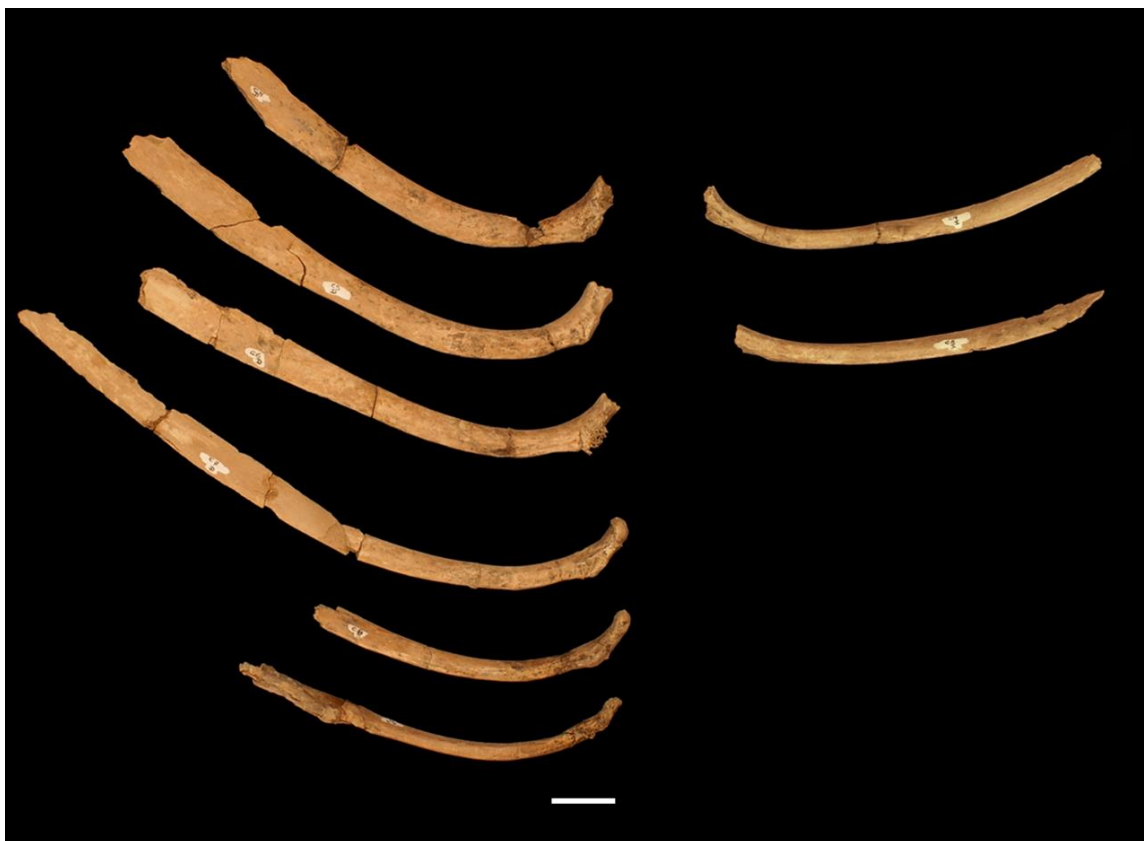


FIGURA 30. Vista dorsal de las costillas del fósil MUSM 497. Escala 20mm.

Comparación: Según los caracteres revisados y comparados con el camélido fósil MUSM 497, sólo los caracteres relativos a los incisivos (forma, imbricación, esmalte, desgaste y raíz) fueron diagnósticos para diferenciar género *Vicugna* de los otros camélidos de la tribu Lamini (*Palaeolama*, *Hemiauchenia* y *Lama*). Los otros caracteres no fueron sólidos para distinciones taxonómicas. Los incisivos del camélido fósil MUSM 497 son espatulados con esmalte tanto en la cara labial y lingual, raíces cerradas. Las medidas e índices no fueron contrastados para una diagnosis debido a ser un individuo juvenil.

2.6. DISCUSIÓN

Scherer (2009, 2013) señaló que una de las principales razones de la complejidad taxonómica de los camélidos fue la descripción o determinación de nuevos géneros y especies sin realizar una adecuada verificación de los caracteres usados. Han pasado más de 200 años desde las fundaciones y descripciones de los primeros géneros y aún no se cuenta con una evaluación clara sobre los caracteres morfológicos empleados y por ende una taxonomía consensuada del grupo. López-Aranguren (1930) y Cabrera (1932) intentaron reordenar y simplificar la taxonomía, sin embargo aún quedaron varias especies sin caracteres sólidos que las respalden.

Cabrera (1935) había mencionado que las diferencias propuestas por varios autores entre las especies de *Palaeolama* simplemente era producto de la variación individual, sexo y edad; después Cartelle (1992, 1999) consideró que las diferencias entre *H. paradoxa* y *P. major* sólo fueron variaciones intraespecíficas, concluyendo que corresponden a un mismo género. Como bien lo aclaró Miller (1924) las diferencias que él presentó son para individuos adultos, porque los incisivos en juveniles son muy semejantes en los dos géneros (*Lama* y *Vicugna*). En este trabajo, también se ha revisado muestras de individuos juveniles actuales de *Vicugna*, donde algunos presentaron el mismo estado de un carácter considerado para *Lama*, es decir, los incisivos de *Vicugna* juvenil si bien mostraron la corona de forma cilíndrica, la raíz tenía forma cónica o cerrada, similar a *Lama*. Este carácter podría evidenciar la relación evolutiva de este género con respecto a *Lama*, visto de una manera ontogenética estaría presentando en su fase de desarrollo caracteres de su ancestro (Alberch et al. 1979).

El presente análisis filogenético no sustenta una diferenciación de *Palaeolama* y *Hemiauchenia* con respecto a *Lama*; consideramos que la mejor opción sería sinonimizarlos a *Lama*. Según la historia taxonómica, *Palaeolama*, fundado por

Gervais (1867) en base a una mandíbula (Scherer 2009), fue establecido por presentar como carácter distintivo la presencia de 5 dientes en la serie molar. Consideramos que *Palaeolama* fue descrito con elementos anatómicos diferentes a lo que en un primer momento él estableció como *Auchenia (Palaeolama) weddellii* (parte superior de metacarpo, metatarso, astrágalo y falanges), y el material de una de las especies que agrupó dentro de *Palaeolama* (*A. castelnaudi*) fue considerada distinta al carácter que Gervais designó en 1855.

Palaeolama es caracterizado por algunos autores principalmente por su gran tamaño y mandíbula larga (dolicognato) en comparación con *Lama* y *Vicugna* (Webb 1974, López-Aranguren 1930, Cabrera 1932, Scherer 2009), y también por la presencia de pm3 y PM3, columnas interlobulares y grosor de los metapodios (López-Aranguren 1930, Cabrera 1935, Hoffstetter 1952, Guérin & Faure 1999, Scherer 2009). Según la presente revisión, dichos caracteres no servirían para diagnosticar a *Palaeolama*, pues en el ACP las especies se solaparon, no distinguiéndose cada especie por tamaño a nivel morfométrico. Mientras que la presencia de pm3 y PM3 no fue exclusivo de *Palaeolama*, pues se ha registrado también en muestras actuales de *L. glama* y *V. pacos*, por ello estos caracteres no podrían considerarse diagnósticos para el género. A priori se considera que los restos fósiles de mayor tamaño corresponderían a *Palaeolama* o *Hemiauchenia*, pero cabe la posibilidad que el tamaño corporal de los ancestros a los actuales camélidos haya disminuido a través del tiempo.

Según la literatura, el carácter diferencial de *Hemiauchenia* fue la presencia de un premolar adicional (PM2). Actualmente, se considera ausente el PM2 en todos los Lamini. Gervais y Ameghino (1880) mencionaron conocer otros caracteres, los cuales tratarían en extenso posteriormente, sin embargo no se registró ningún trabajo posterior. La creación de este género fue basada en la descripción de una porción de cráneo con las maxilas casi completas (lado izquierdo hasta el canino) de un individuo juvenil (dentición decidua). Webb (1974) mencionó que los dientes de leche de

Hemiauchenia se asemejaban a los dientes permanentes de *Palaeolama*, pero reconoció a *Palaeolama* y *Hemiauchenia* como géneros distintos y válidos.

Las determinaciones taxonómicas de los últimos reportes de fósiles usaron caracteres morfométricos principalmente (Hoffstetter 1952, Kent 1982, Menegaz et al. 1989, Labarca & Prieto 2009, Vásquez & Rosales 2009). Según Scherer (2009) las diferencias en la longitud e índices de las extremidades distinguirían principalmente a *Hemiauchenia* de *Lama*. Por tanto, si la mandíbula de *Hemiauchenia* es muy semejante a *Lama* y sólo difiere en caracteres propios de variación etaria sin encontrarse caracteres sólidos, entonces probablemente *Hemiauchenia* tendría que incorporarse al género *Lama*.

En el caso del género *Eulamaops*, la fundación de este se dio solo en base a una porción del cráneo, específicamente la maxila, y los pocos caracteres como la forma de la hendidura palatina, abertura de las coanas al borde de M3 (Cabrera 1932, Hoffstetter 1952, Scherer 2009). Según lo comparado con la fotografía, éste presenta más parecido a un cérvido que a un camélido pues la hendidura palatina es mínimamente excavada, proponemos que sea revisado nuevamente a fin de descartar pertenezca a otra familia.

Sólo se confirmaron los caracteres dentales diagnósticos para distinguir *Vicugna* de *Lama*. La forma, imbricación, esmalte, desgaste y raíz de los incisivos, en dientes permanentes (Miller 1924) permiten distinguir *Vicugna* de *Lama*, pero no a nivel específico.

Se consideran tres las revisiones de los géneros de camélidos que comprendieron a los camélidos sudamericanos, estos fueron realizados por Harrison (1979), Webb (1965) y Scherer (2009). Si bien es cierto, dada la época en que los primeros autores realizaron dicha revisión las relaciones establecidas ayudaron al conocimiento del tema. Tenemos algunas observaciones a la revisión de Scherer (2009), en donde

realizó un extenso trabajo para aclarar la filogenia y distribución de los camélidos sudamericanos, mediante la síntesis de toda la información de los camélidos (consideró las tres tribus), consideramos que la interpretación de esta filogenia debe manejarse con cuidado debido a lo siguiente: a) la matriz que usa para los análisis filogenéticos es contraria a los datos que ella presenta en sus análisis métricos, pues en su matriz presentó que *Lama* y *Vicugna* perdieron el pm3 y PM3, pero en el texto y las tablas de medidas de molares indican lo contrario, b) utilizó 3 caracteres (9% del total) correspondientes a medidas absolutas (largo del radio-ulna, tibia, metapodios) los cuales estarían separando a priori en grupos según tamaño, c) los índices de gracilidad que obtuvo no mide propiamente la gracilidad, ella utilizó la epífisis distal en vez de la diáfisis, en sus mismas fotografías hay diferencias entre el grosor de los metapodios pero son manifiestos si se toma en la diáfisis, d) son insuficientes los caracteres usados, pues usa 35 caracteres para evaluar a 25 taxones, según Pacheco (comunicación personal 2013) es deseable haya una relación mayor entre el número de caracteres versus taxones. Según Scherer (2009) los géneros *Palaeolama* y *Vicugna* son monofiléticos, mientras que *Lama* y *Hemiauchenia* parafiléticos, pero en su figura 48 se observa que en los grupos considerados monofiléticos cada uno presentaron sólo una sinapomorfía y en cambio muchas homoplasias (Scherer 2009, p. 273).

Sobre la distribución biogeográfica, Webb (1974) sugirió que *Hemiauchenia* migró a Sudamérica y luego hubo una radiación adaptativa que generó los géneros *Palaeolama* y *Lama*, sin embargo Webb y Stehli (1995) proponen que *Hemiauchenia* y *Palaeolama* ya habrían estado separados antes de migrar a Sudamérica, mientras que Wheeler (1995) mencionó que *Palaeolama* descendió de *Hemiauchenia* hace 1.5-1.0 Mya. En resumen, existen diversas posiciones al respecto de su migración (Scherer 2009). Según los registros fósiles en Sudamérica fue probable la presencia de *Palaeolama*, *Hemiauchenia*, *Lama*, *Eulamaops* y *Vicugna*, pero en el Perú hasta ahora

sólo se registraron *Palaeolama* y *Vicugna*. Si bien se registró *Palaeolama* en Arequipa (Salas et al. 2003), este fósil no fue comparado con *Lama* y según lo revisado en este trabajo, sería necesario una reevaluación de todos los registros de fósiles después de realizar una revisión filogenética de los representantes de camélidos fósiles y actuales. Finalmente, una interpretación biogeográfica solo es sólida si está basada en taxones plenamente establecidos.

Se determinó al fósil MUSM 497 como *Lama* porque se diferenció de *Vicugna* al poseer los incisivos espatulados, imbricados y con raíz cerrada. Los caracteres métricos e índices no pudieron ser aplicados para la comparación por tratarse de un individuo juvenil. No fue designado como *Palaeolama* ni *Hemiauchenia* por ausencia de caracteres diagnósticos de estos dos géneros con respecto a *Lama*. Por tanto prevaleció el primer y más antiguo género establecido. Aún no se puede aseverar que los géneros *Lama*, *Palaeolama* y *Hemiauchenia* sean lo mismo, sino en base a los resultados obtenidos en esta revisión no existe un soporte sólido para distinguir a *Palaeolama* y *Hemiauchenia* de *Lama*, por ello estos deberían ser sinomizados a *Lama*, mientras no haya una revisión extensa que compruebe su validez como géneros.

2.7. CONCLUSIONES

- Se asignó al fósil MUSM 497 como *Lama* sp., porque los únicos caracteres diagnósticos para la identificación taxonómica a nivel de género fueron caracteres morfológicos dentales como incisivos de forma espatulada, raíz cerrada e imbricación de incisivos. Estos caracteres sólo permiten descartar que se trate de *Vicugna*, y como *Palaeolama* y *Hemiauchenia* no presentaron caracteres que los diferencien de *Lama*, prevaleció en la identificación el género más antiguo.
- No se encontró caracteres diagnósticos a nivel de especie que soporten la diferenciación taxonómica de *L. guanicoe*, *L. castelnaudi* y *L. glama*.
- Los caracteres morfométricos no permitieron identificar taxonómicamente al fósil MUSM 497, por corresponder a un individuo juvenil y porque a nivel morfométrico no pueden establecerse especies taxonómicas.

2.8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADARO, Luis and BENAVENTE, Antonia. Identificación de indicadores en el esqueleto axil de camélidos sudamericanos. *Avances en Ciencias Veterinarias*. 1992, vol. 7, nº1, p. 27-35.
- ADARO, Luis and BENAVENTE, Antonia. Identificación de patrones óseos de camélidos sudamericanos. *Avances en Ciencias Veterinarias*. 1990, vol. 5, nº 2, p. 70-86, DOI:10.5354/0719-5273.1990.4581.
- ALBERTCH, P.; GOULD, S.J.; OSTER, G.F. and WAKE, D.B. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*. 1979, vol. 5, nº 3, p. 296-317.
- AMEGHINO, Florentino. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba). 1889, vol. 6, p.1–1027.
- AMEGHINO, Florentino. *La antigüedad del hombre en el Plata*. G. Masson (ed.), 2do Tomo Segundo. Paris, Igon Hnos. (eds.). Buenos Aires. 1881, XIV + 640 pp.
- BOULE, M. and THEVENIN, A. *Mammifères fossiles de Tarija*. Mission scientifique G. de Croqui-Montfort et E. Schal de la Grange. Paris. Imprimerie nationale edit. 1920, p. 255.
- BRAVO-CUEVAS, Víctor; JIMÉNEZ-HIDALGO, Eduardo; CUEVAS-RUIZ, Gloria and CABRAL-PERDOMO, Miguel. A small camelid *Hemiauchenia* from the Late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2012, vol. 57, nº3, p. 497–508.
- CABRERA, Angel. Sobre la osteología de *Palaeolama*. Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", 38. *Paleontología Vertebrados*. 1935, vol. 66, p. 283-312.
- CABRERA, Angel. Sobre los camélidos fósiles y actuales de América austral. *Revista del Museo de la Plata*. 1932, vol. 33, p. 89-117.

- CARTELLE, Castor. "Edentata e Megamamíferos Herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ourolândia, BA, Brasil)". Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil, 1992.
- CARTELLE, Castor. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: J. F. Eisenberg and K. H. Redford (eds) *Mammals of the Neotropics*, The Central Neotropics. The University of Chicago Press. 1999, p. 27-46.
- CIONE, Luis Alberto and TONNI, Eduardo. Bioestratigrafía e cronología del Cenozóico Superior de la Región Pampeana. In: M. T. Alberdi; G. Leone & E. P. Tonni (eds.) *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. CSIC, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales. 1995, p. 49-74.
- COPE, Edward. The Phylogeny of the Camelidae. *The American Naturalist*. 1886, vol. 20, nº7, p. 611-624.
- EATON, G.F. Vertebrate fossils from Ayushbamba, Peru. *American Journal of Science*. 1914, vol. 37, nº 218, p. 141-154.
- FERNÁNDEZ-BACA, Saúl. *Avances y perspectivas del conocimiento de los camélidos sudamericanos*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la alimentación. Santiago-Chile. 1991, p. 1-429.
- GERVAIS, M. Paul. Sur une nouvelle collection d'ossements fossiles de Mammifères recueillie par M. Fr. Seguin dans la Confédération Argentine. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*. 1867, vol. 65, p. 281.
- GERVAIS, M. Paul. *Histoire naturelle des mammifères*. Paris. 1855, p. 229-230.
- GERVAIS, Henri and AMEGHINO, Florentino. Los mamíferos Fósiles de la América I/Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud. F. Savy, Paris, 225 pp. 1880. 114-123.

- GUÉRIN, Claude and FAURE, Martine. *Palaeolama (Hemiauchenia) niedae* nov. sp., nouveau Camelidae du Nordeste brésilien et sa place parmi les Lamini d'Amérique du Sud. *Geobios*. 1999, vol. 32, n° 4, p. 629-659.
- HAMMER, Ø; HARPER, D.A.T. and RYAN, P.D. PAST-Palaeontological Statistics, ver. 1.89. University of Oslo, Oslo. 2009.
- HARRISON, Jessica. Revision of the Camelinae (Artiodactyla, Tylopoda) and description of the new genus *Alforjas*. The University of Kansas. *Paleontological Contributions*. 1979, vol. 95, p.1-27.
- HOFFSTETTER, Robert. Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle série)*. 1952, vol. 66, p.1-391.
- ILLIGER. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. Sumptibus C. Salfeld, Berolini. Berlin, 1811, I -XVIII, p. 1-301, Errata et Omissa.
- KENT, Jonathan. "The domestication and exploitation of south american camelids: Methods of analysis and their application to circumlacustrine archaeological sites Bolivia and Peru". Ph.D. thesis, Department of Anthropology, Washington University. University Microfilms International, Ann Arbor, Michigan (impreso en microfilm 1986). 1982.
- KÖNIG, Horst Erich; LIEBICH, Hans-Georg and BRAGULLA, H. Anatomía De Los Animales Domésticos: Texto y Atlas en Color. 2a. ed., corr. y ampl. Madrid. Editorial Médica Panamericana, 2008.
- LABARCA, Rafael and PRIETO, Alfredo. Osteometría de *Vicugna vicugna* Molina, 1782 en el Pleistoceno final de Patagonia meridional chilena: Implicancias paleoecológicas y biogeográficas. *Revista del Museo de Antropología*. 2009, vol. 2, p.127-140.
- LABARCA, Rafael and LÓPEZ, Patricio. Los mamíferos finipleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo (IV Región-Chile): biogeografía,

- bioestratigrafía y inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical*. 2006, vol. 13, nº1, p. 89–101.
- LÓPEZ-ARANGUREN, Dolores. Camélidos fósiles argentinos. *Anales de la Sociedad Científica argentina*. Buenos Aires, 1930, I Tomo, CIX1, p. 15-35, 97-126.
- LÓPEZ, Patricio; JACKSON, Douglas and JACSON, Donald. Presencia del género *Palaeolama* Gervais (Artiodactyla, Camelidae) en el extremo meridional del semiárido de Chile. *Boletín del Museo de Historia Natural*, Chile, 2005, vol. 54, p. 129-140.
- MARÍN, Juan C.; ZAPATA, Beatriz; GONZÁLEZ, Benito; BONACIC, Cristian; WHEELER, Jane; CASEY, Ciara; BRUFORD, Michael; PALMA, Eduardo; POULIN, Elie; ALLIENDE, Angélica and SPOTORNO, Ángel. Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular. *Revista Chilena de Historia Natural*. 2007, vol. 80, p.121–140.
- MARSHALL, L.G.; BERTA, A.; HOFFSTETTER, R.; PASCUAL, R.; REIG, O.A. ; BOMBIN, M. and MONES, A. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata Mém Extraord*. 1984. p.1–76.
- MENEGAZ, Adriana; GOIN, Francisco and ORTIZ JAUREGUIZAR, Edgardo. Análisis morfológico y morfométrico multivariado de los representantes fósiles y vivientes del género *Lama* (Artiodactyla, Camelidae). Sus implicancias sistemáticas, biogeográficas, ecológicas y biocronológicas. *Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.)*. 1989, vol. 26, nº 3-4, p. 153-172.
- MOLINA G.I. Saggio Sulla Storia Naturale del Chili. Tomasso d'Aquino, Bologna, Italy. 1782.
- PACHECO, Víctor; ALTAMIRANO, Alfredo and GUERRA, Emma. *Guía Osteológica de camélidos sudamericanos*. Gabinete de Arqueología, Serie de Investigaciones, UNMSM. 1979, vol. 4, p. 1-39.

- PAULA-COUTO, Carlos. Tratado de Paleomastozoología. *Academia Brasileira de Ciencias*. 1979, p. 590.
- RUEZ, Dennis R. Earliest record of *Palaeolama* (Mammalia, Camelidae) with comments on "*Palaeolama*" guanajuatensis. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2005, vol 25, nº 3, p.741-744.
- RUSCONI, Carlos. Nueva especie de *Palaeolama* del Pleistoceno Argentino *Palaeolama brevirostris*, N. SP. *Revista Chilena de Historia Natural XXXIV*: 1930, p. 338-344.
- SALAS, Rodolfo; STUCCHI, Marcelo and DEVRIES, Thomas. The presence of plio-pleistocene *Palaeolama* sp. (Artiodactyla: Camelidae) on the southern coast of Peru. *Bull. Inst. fr. études andines*. 2003, vol. 32, nº 2, p. 347-359.
- SCHERER, Carolina S. The Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Quaternary of South America: Cladistic and Biogeographic Hypotheses. *J Mammal Evol*. 2013, vol. 20, p. 45–56.
- SCHERER, Carolina S. "Os Camelidae Lamini (Mammalia, Artiodactyla) do Pleistoceno da América do Sul: Aspectos taxonômicos e filogenéticos". Tesis Doctoral. Porto Alegre, Brasil, UFRGS - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2009, p. 460.
- SCHERER, Carolina S.; FERIGOLO, Jorge; RIBEIRO, Ana M. and CARTELLE, Castor. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the pleistocene of Southern Brazil. *Rev. bras. paleontol*. 2007, vol. 10, nº 1, p. 35-52.
- SHOCKEY, Bruce; SALAS, Rodolfo; BABY, Patrice; GUYOT, Jean-Loup; BALTAZAR, María; HUAMÁN, Luis; CLACK, Andrew; STUCCHI, Marcelo; PUJOS, François; EMERSON, Jenna and FLYNN, John. New Pleistocene cave faunas of the Andes of Central Perú: Radiocarbon ages and the survival of low latitude, Pleistocene DNA. *Palaeontologia Electronica*. 2009, vol. 12, nº 3; 15A:15p.

- SMUTS, Malie and BEZUIDENHOUT, A.J. *Anatomy of the Dromedary* Clarendon. University Press, Oxford. 1987.
- STANLEY, H.F., KADWELL, M. and WHEELER, Jane C. Molecular evolution of the family Camelidae: a mitochondrial DNA study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1994, vol 256, p.1–6.
- TONNI, Eduardo and POLITIS, Gustavo. La distribución del guanaco (Mammalia, Camelidae) en la Provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana*. 1980, vol. 1, p. 53–66.
- VÁSQUEZ, V. and ROSALES, T. Osteometría y genética de los camélidos mochica, costa norte del Perú. *Revista del Museo de Antropología* 2009, vol. 2, nº 1, p. 141-150. ISSN 1852-060X (impreso) / ISSN 1852-4826 (electrónico).
- VIRET, J. Artiodactyla: 887-1021; 1038-1084. In: J. PWETEAU (ed.), *Traité de Paleontologie*. Masson (éd.), Paris. 1961.
- VON DEN DRIESCH, Angela. *Guide to the Measurement of Animal Bone from Archaeological Sites: As Developed by the Institut Fur Palaeoanatomie, Domestikationsforschung Und Geschichte Der Tiermedizin of the University of Munich*. 1976.
- WEBB, S. David. Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Lamini. Eds. *Pleistocene mammals of Florida*. University of Florida Press, Gainesville. 1974, p. 170-213.
- WEBB, S. David. The Osteology of Camelops. *Bulletin of the Los Angeles County Museum Science*. 1965, vol. 1, p.1-54.
- WEBB, S. David and STEHLI, Frank. Selenodont artiodactyla (Camelidae and Cervidae) from the Leisey shell pits, hillsborough county, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*. 1995, vol. 37, nº 19, p. 621-644.
- WEINSTOCK, Jaco; SHAPIRO, Beth; PRIETO, Alfredo; MARÍN, Juan Carlos; GONZÁLEZ, Benito; GILBERT, Thomas and WILLERSLEV, Eske. The Late

Pleistocene distribution of vicuñas (*Vicugna vicugna*) and the “extinction” of the gracile llama (“*Lama gracilis*”): New molecular data. *Quaternary Science Reviews*. 2009, vol. 28, nº15-16, p.1369-1373.

WHEELER, Jane C. Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1995, vol. 54, p. 271-295.

WORTMAN, J.D. The extinct Camelidae of North America and some associated forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 1898, vol. 10, p. 93-142.

ANEXO 1. Material comparativo

Lama guanicoe: Perú: Arequipa (MUSM 39068, cráneo), Ica (MUSM 2718, cráneo y mandíbula).

Lama glama: Perú: Cuzco, Espinar (MUSM 42410, cráneo y mandíbula; MUSM 42411, cráneo y mandíbula; MUSM 42413, cráneo y mandíbula; MUSM 42415, cráneo y mandíbula; MUSM 42416, MUSM 42417, MUSM 42418 metacarpo; MUSM 42419, MUSM 42420, MUSM 42421 metatarso); Huancavelica (ERV 225b, cráneo y mandíbula).

Vicugna vicugna: Perú: Puno (MUSM 2722, cráneo y mandíbula).

Vicugna pacos: Perú: Cuzco, Espinar (MUSM 42423, cráneo y mandíbula; MUSM 42424, cráneo y mandíbula; MUSM 42431, MUSM 42432, MUSM 42433, metacarpo; MUSM 42434, MUSM 42435, MUSM 42436, metatarso), (MUSM 2720, cráneo y mandíbula), Moquegua (VTP 3737, cráneo y mandíbula).

ANEXO 2. Definición de medidas e índices.

Craneales: Longitud total cráneo (**LTC**), Ancho del cráneo (**WTC**), Longitud del rostro (**RL**), Longitud nasales (**NL**), Tamaño orbital (**SO**), Distancia inión al opistión (**IOD**), Distancia opistión al basión (**OBD**), Longitud de apófisis cigomática escamoso (**ACL**), Longitud borde anterior apófisis postorbitaria (**APL**), Sutura sagital (**SS**), Ancho del paladar en M3 (**PW**), Longitud de M1 a M2 (**LM1M2**). **Mandibulares:** Longitud total mandibular (**LTM**), Longitud sínfisis mandibular (**LSM**), Alto mandíbula en pm4 (**HPM4**), Alto mandíbula en m2 (**HM2**). **Postcraneales:** Longitud húmero (**LH**), Longitud del radio (**LR**), Longitud fémur (**LF**), Longitud tibia (**LT**), Longitud metacarpo (**LMC**), Longitud metatarso (**LMT**), Longitud de falanges anteriores (**LFA**), Longitud de falanges posteriores (**LFP**).

Índices: Longitud total entre el ancho (**ILTA**), Longitud del rostro (**ILTR**), Longitud de nasales con relación a la longitud del rostro (**IRN**), Distancia del inión al opistión con respecto del opistión al basión (**IOBD**), Longitud de la apófisis cigomática del escamoso desde faceta postglenoidea con respecto del borde anterior a apófisis postorbitaria (**IACL**), Extensión de la sutura sagital con respecto al diámetro biparietal (**ISBD**), Ancho del paladar con respecto a molares(**IPM**), Longitud de sínfisis mandibular comparado con su longitud total (**ILSM**), Longitud húmero frente a radio (**ILHR**), Longitud del fémur con respecto a la tibia (**IFT**), Longitud del radio comparado con longitud craneal (**IRC**), Longitud de metacarpos respecto al falanges (**IMCF**), Longitud del metacarpo con respecto al húmero (**IMCH**), Longitud de metatarso con respecto al fémur (**IMTF**), Longitud metatarsos con respecto a metacarpos (**MCMT**).

ANEXO 3. Medidas de las especies de camélidos. Los datos fueron obtenidos de la literatura y revisión actual.

Medidas	<i>P. major</i>	<i>P. weddellii</i>	<i>H. paradoxa</i>	<i>L. guanicoe</i>	<i>L. castelnaudi</i>	<i>L. glama</i>	<i>V. vicugna</i>	<i>V. provicugna</i>	<i>V. pacos</i>
LTC	-	-	411,7±31,9(384,0-446,5)3	288,5±27,5(233,0-305,4)6	-	277,6±17,3(263,0-306,0)5	230,8±6,7(223,4-237,7)5	-	242,3±5,2(239,0-250,0)4
WTC	-	-	-	139,5±10,1(120,7-147,6)6	-	133,5±5,2(127,8-141,4)5	114,2±6,4(106,6-121,1)4	-	119,9±3,9(115,4-124,9)4
RL	-	-	203,5±32,8(171,0-236,5)3	160,1±17,5(149,0-186,0)4	-	176±12,6(162,0-191,0)5	116,7±15,3(107,7-144)5	-	152,5±4,2(147,0-157,0)4
NL	-	-	-	55,8±18,2(42,9-68,7)2	-	60,0±4,4(54,1-64,4)4	-	-	49,4±3,6(44,6-53,1)4
SO	-	-	46,3±3,9(43,5-49)2	45,1±1,7(42,7-46,3)4	-	46,2±1,9(44,7-49,4)5	-	-	45,5±1,7(43,9-47,8)4
IOD	-	-	-	55,5±9,7(48,7-62,4)2	-	56,7±2,8(54,3-61,4)5	-	-	47,9±2,8(45,5-51,9)4
OBD	-	-	-	27,1±4,7(23,8-30,4)2	-	26±1,1(24,9-27,4)5	-	-	23,6±0,7(22,9-24,7)4
ACL	-	-	-	51,3±10,7(43,8-58,9)2	-	55,7±5,1(50,3-62,8)5	-	-	47,8±1,5(46,7-50,1)4
APL	-	-	-	55,8±5,8(51,6-59,9)2	-	56,9±3,7(50,4-59,4)5	-	-	53,1±4,2(49,3-59,0)4
SS	-	-	-	75,4±8,9(69,0-81,7)2	-	75,7±5,1(71,1-83,5)5	-	-	66,2±5,3(60,9-70,9)4
PW	-	-	48,1±2,8(46,0-51,3)3	43,8±3,8(39,2-49,4)5	-	43,6±2,5(40,1-46,9)5	33,6±2,9(28,7-36,0)5	-	39,4±1,4(37,7-40,9)4
LM1M2	-	-	54,6±7,1(47,0-61,0)3	42,6±5,5(35,4-47,9)5	-	34,9±6,4(29,7-43)5	30,7±4,8(25,6-37,8)5	-	36,4±1,0(35,3-37,1)3
LTM	246,5	311	315±14,1(305,0-325,0)2	170	254	216,1±21,4(199,0-253,0)5	174±5,7(170,0-178,0)2	-	187,4±6,5(182-195)5
LSM	69	89	93,5±4,9(90,0-97,0)2	41,7	61	54,5±6,7(49,5-64,4)5	42,7±2,9(40,6-44,8)2	-	44,5±4,9(39,7-51,5)5
HPM4	33,9±3,5(28,6-36,0)4	32	39,2±4,2(31,0-44,6)7	30,3±5,3(20,7-35,4)9	31,3	28,9±2,7(25,5-32,9)5	23,6±0,7(22,7-24,5)7	-	25,2±2,9(23,3-29,6)4
HM2	48,4±4,9(42,2-53,5)4	54,3	61,9±3,1(58,2-65,6)7	49,9±8,4(28,9-57)9	52,5	37,8±2,29(34,9-41,1)5	36,6±3,3(31,9-41,6)7	-	33,8±3,6(29,9-37)4
LH	302,3±51,0(261,0-365,7)4	295,1±14,2(278,0-310,0)4	321,0±88,1(270,0-477,0)5	241,4±8,9(226,5-254,0)6	257,3±13,1(242-273,9)4	-	197,2±10,3(181,0-215,0)7	-	-
LR	422,1±65,4(330,0-478,0)4	398,5±12,7(386,0-416,0)4	446,1±61,1(381,5-503,0)3	322,4±17,7(301,0-342,5)6	380,3±30,9(341,0-415,5)4	-	272,0±9,6(254,0-279,2)7	304,9±13,2(286,5-317,1)4	-
LF	383,7±36,8(350,0-442,0)6	386,0±12,9(373,5-399,3)3	372,2±19,9(352,3-392,0)3	303,7±32,4(235,0-330,0)7	333,6±6,4(329,0-338,1)2	-	260,6±5,5(253,5-266,2)7	-	-
LT	367,9±38,3(327,5-417,7)5	381,1±12,5(367,5-397,3)4	388,7±17,1(356,0-402,0)7	310,5±18,0(286,4-331,4)7	336,5±16,2(318,0-357,5)4	-	269,8±8,9(257,0-283,0)7	293,8±14,1(277,0-309,0)4	-
LMC	305,2±42,4(248,0-351,7)5	279,4±18,3(266,0-305,0)4	334,1±24,4(292,8-354,7)6	239,6±28,4(210,0-296,4)7	267,9±6,2(262,7-276,0)4	-	197,4±6,2(191,2-206,7)5	214,3±16,6(193,8-233,7)4	-
LMT	299,7±23,0(270,0-325,5)5	285,4±19,8(269,0-312,0)4	326,3±12,3(314,0-338,5)3	233,1±21,9(202,0-272,0)7	262,9±20,8(241,0-289,5)4	-	209,1±6,1(200,3-215,4)7	219,2±3,4(215,0-222,9)4	-
LFA	92,6±9,6(79,8-103,0)4	85,4±7,6(75,8-93,7)4	94,4±10,4(80,0-103,7)4	82,3±8,0(74,5-96,0)6	78,8±9,3(68,8-87,3)3	-	65,2±6,4(57,6-73,2)7	73,7±1,0(72,8-74,8)3	-
LFP	82,4±17,0(67,0-100,6)3	75,8±14,9(61,0-90,8)3	72,6±7,8(64,7-80,3)3	66,9±6,9(60,5-80,3)6	69,4±9,0(60,3-78,3)3	-	55,9±2,9(51,2-59,6)6	57,1±3,1(54,4-60,4)3	-

ANEXO 4. Índices de las especies de camélidos. Los datos fueron obtenidos de la literatura y revisión actual.

Índices	<i>P. major</i>	<i>P. weddellii</i>	<i>H. paradoxa</i>	<i>L. guanicoe</i>	<i>L. castelnaudi</i>	<i>L. glama</i>	<i>V. vicugna</i>	<i>V. provicugna</i>	<i>V. pacos</i>
ILTA	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ILTR	-	-	0,49±0,04(0,44-0,52)3	0,57±0,07(0,51-0,64)4	-	0,63±0,02(0,61-0,67)5	0,50±0,07(0,46-0,62)5	-	0,63±0,01(0,62-0,64)4
IRN	-	-	0,24±0,07(0,18-0,29)2	0,28±0,03(0,25-0,31)4	-	0,26±0,01(0,25-0,28)5	0,36±0,03(0,29-0,38)5	-	0,29±0,01(0,29-0,31)4
IOBD	-	-	-	2,1±0,01(2,04-2,05)2	-	2,18±0,18(1,98-2,46)5	-	-	2,03±0,07(1,93-2,1)4
IACL	-	-	-	0,92±0,1(0,85-0,98)2	-	0,98±0,06(0,89-1,06)5	-	-	0,91±0,07(0,79-0,95)4
ISBD	-	-	-	1,12±0,11(1,04-1,2)2	-	1,13±0,07(1,03-1,22)5	-	-	1,02±0,11(0,91-1,13)4
IPM	-	-	-	1,04±0,1(0,88-1,14)5	-	1,28±0,23(0,99-1,49)	1,11±0,18(0,93-1,36)5	-	1,08±0,06(1,01-1,13)3
ILSM	0,279	0,286	0,29±0,03(0,28-0,32)2	0,245	0,24	0,25±0,02(0,23-0,28)5	0,25±0,01(0,24-0,25)2	-	0,24±0,02(0,20-0,26)5
ILHR	0,72±0,07(0,62-0,79)4	0,74±0,02(0,71-0,76)4	0,65±0,06(0,60-0,72)3	0,75±0,03(0,71-0,81)6	0,68±0,02(0,66-0,71)4	0,76	0,72±0,02(0,7-0,77)7	-	0,75
IFT	1,03±0,06(0,95-1,09)4	1,01±0,01(1,01-1,02)3	0,98±0,01(0,97-0,99)	0,98±0,12(0,71-1,1)7	0,97±0,02(0,95-0,98)2	1,00	0,96±0,02(0,94-1)6	-	1,04
IRC	-	-	1,08±0,08(0,99-1,13)3	1,08±0,04(1,02-1,12)4	-	-	1,2±0,04(1,17-1,25)3	-	-
IMCF	3,22±0,26(2,91-3,45)4	3,28±0,21(3,01-3,51)4	3,54±0,12(3,42-3,66)3	2,98±0,28(2,6-3,5)6	3,45±0,34(3,16-3,82)3	3,00	3,17±0,27(2,68-3,32)5	2,92±0,23(2,66-3,12)3	3,22
IMCH	0,97±0,03(0,95-1,00)3	0,94±0,02(0,92-0,98)4	1,14±0,06(1,07-1,18)3	1,01±0,08(0,91-1,17)6	1,05±0,03(1,01-1,09)4	0,90	1,00±0,03(0,95-1,04)5	-	0,88
IMTF	0,78±0,09(0,71-0,91)4	0,75±0,03(0,72-0,78)3	0,87±0,01(0,86-0,89)3	0,76±0,13(0,69-1,03)7	0,78±0,01(0,77-0,79)2	0,72	0,80±0,01(0,79-0,82)7	-	0,71
MCMT	0,99±0,08(0,92-1,09)4	1,02±0,01(1,01-1,03)4	1±0,06(0,95-1,07)3	0,98±0,12(0,78-1,15)7	0,98±0,05(0,92-1,05)4	1,03	1,05±0,03(1,02-1,11)5	1,02±0,07(0,95-1,13)4	1,05

ANEXO 5. Lista de caracteres con sus respectivos estados.

1. Ancho máximo del cráneo con relación a la longitud total: menos del 45 % (0); más del 45 % (1).
2. Longitud del rostro: largo (≥ 55 %) (0); corto (<55 %) (1).
3. Longitud de nasales con relación a la longitud del rostro: largo ($>$ del 50%) (0); corto ($<$ del 50%) (1).
4. Ubicación de sutura nasofrontal con respecto al borde anterior del M2: más adelante (0); mismo nivel (1).
5. Ubicación del orificio preorbitario sobre: PM4 (0); paracono M1 (1).
6. Tamaño de la órbita con relación a la longitud total: cerca 13% (0); cerca 19% (1).
7. Vacuidad lacrimal: reducida (0); muy reducida (1).
8. Inicio del borde anterior de la órbita: centro de M2 (0); inicio de M2 (1).
9. Distancia del inión al estrechamiento postorbitario: hasta $1/3$ de LT (0); más de $1/3$ LT (1).
10. Distancia del inión al opistión con respecto del opistión al basión: cerca a $1 \frac{1}{2}$ (0); casi igual o menor (1).
11. Longitud de la apófisis cigomática del escamoso desde faceta postglenoidea con respecto del borde anterior a apófisis postorbitaria: $1 \frac{1}{2}$ más (0); casi igual o menor (1).
12. Forma del arco cigomático: curvada (0); recta (1).
13. Área triangular de la región frontoparietal: isósceles (0); equilátera (1).
14. Extensión de la sutura sagital con respecto al diámetro biparietal: mayor o igual (0); menor (1).
15. Bulla timpánica: comprimida (0); inflada (1).
16. Apófisis peristafilina: presente (0); ausente (1).
17. Orificio o foramen postglenoideo: grande (0); pequeño (1).
18. Ancho del paladar a la altura posterior de M3: $<$ que M1-M2 (0); $>$ que M1-M2 (1).

19. Hendidura palatina: poco excavado (0); muy excavado (1).
20. Superficie oral de maxilares: poco cóncava (0); cóncava (1).
21. Incisivos superiores: presentes (0); sólo I3 (1).
22. Canino superior e inferior: reducido (0); desarrollado (1).
23. Presencia PM1: presente (0); ausente (1).
24. Presencia PM2: presente (0); ausente (1).
25. Presencia PM3: presente (0); ausente (1).
26. Forma de la cavidad o línea en PM4: en V (0); en U (1).
27. Forma de lofos linguales (endolofos): angulares (0); redondeados (1).
28. Columnas accesorias interlobulares molares superiores (endostilo): presente (0); ausente (1).
29. Orientación de la serie dentaria: paralelos (0); convergentes (1).
30. Longitud del rostro mandibular: dolico gnato ($<0,5$) (0); braquignato ($\geq 0,6$) (1).
31. Altura de rama mandibular en pm4 frente a m1-m2: más alto (0); menor (1).
32. Borde inferior del diastema de la mandíbula: casi recto (0); cóncava (1).
33. Longitud de sínfisis mandibular comparado con su longitud total: larga ($> a 0,35$) (0); menos larga ($\leq a 0,30$) (1).
34. Incisión angular o proceso subcondilar: marcado (0); poco marcado (1).
35. Superficie dorsal del cóndilo mandibular: convexo (0); menos convexo (1).
36. Forma e imbricación de incisivos inferiores: espatulados, imbricados (0); cilíndricos, no imbricados (1).
37. Esmalte, faceta desgaste y raíz en incisivos inferiores: grueso labial y lingual, no biselado y definida (0); grueso labial y delgado lingual, biselado y no definida (1).
38. Presencia de pm1: presente (0); ausente (1).
39. Presencia de pm2: presente (0); ausente (1).
40. Presencia de pm3: presente (0); ausente (1).
41. Forma de lófidios labiales (ectolofos): angulares (0); redondeados (1).

42. Estilo anteroexterno en molares inferiores, protoparaestilidos (llama buttress): desarrollado (0); poco desarrollado (1).
43. Desarrollo de ectostilos y endostilidos en molares: desarrollado (0); poco desarrollado (1).
44. Longitud del húmero con respecto al radio: largo ($> 0,8$) (0); corto ($< 0,8$) (1).
45. Epicóndilo lateral del húmero: más ancho que medial (0); casi igual que medial o menor (1).
46. Forma del radio: encorvada (0); recta (1).
47. Longitud del radio comparado con longitud craneal: igual o mayor (0); menor (1).
48. Altura del trocánter del fémur frente a la cabeza femoral: más abajo (0); mismo nivel (1).
49. Bifurcación de la línea áspera del fémur: en parte superior (0); no bifurca (1).
50. Longitud de la tibia: \leq que el fémur (0); $>$ que fémur (1).
51. Cresta o tuberosidad tibial: voluminosa (0); poco voluminosa (1).
52. La apófisis que separa las dos escotaduras astragalianas de la tibia, con respecto al maléolo interno: llega mismo nivel (0); más abajo (1).
53. Longitud de falanges proximales superiores: $1/4$ del metacarpo (0); $1/3$ del metacarpo (1).
54. Gracilidad de metapodios ($IG = \text{Epífisis proximal}/LT$): grácil ($IG < 0,15$) (0); robusto ($IG > 0,15$) (1).
55. Longitud del metacarpo con respecto al húmero: igual o menor (0); más largo (1).
56. Ancho de la diáfisis de los metatarsos: delgados ($< 10\% LT$) (0); robustos ($> 10\% LT$) (1).
57. Metatarsos con respecto al fémur: corto ($< 0,8$) (0); largo ($\geq 0,8$) (1).
58. Metatarsos con respecto a metacarpos: casi iguales o mayor (0); menor (1).
59. Fusión de metapodios III y IV: no fusionado o parcial (0); fusionado (1).

ANEXO 6. Matriz con caracteres para análisis taxonómico y filogenético.

Caracter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Taxa																														
<i>Poebrotherium</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	0	?	0	?	?	0
<i>Pleiolama</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	A	0	?	0	?	?	0
<i>Procamelus</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	A	?	0	0	0	?	1	?	?	0
<i>Protolabis</i>	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	A	?	0	0	0	?	0	?	?	0
<i>P. weddellii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	A	1	A	A	1	?
<i>P. major</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	1	0	1	A	A	1	0
<i>H. paradoxa</i>	0	1	?	?	0	0	?	A	?	?	?	?	?	?	?	A	?	0	1	?	1	A	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>E. parallelus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>L. guanicoe</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	A	0	A	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	A	1	1
<i>L. glama</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	A	0	A	0	A	1	1	1	1	A	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>L. castelnaudi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	1	?
<i>V. vicugna</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	A	0	A	1	1	1	1	A	1	1	0	?	1	1	1	1
<i>V. provicugna</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>V. pacos</i>	1	0	1	1	1	1	0	A	1	1	1	0	0	0	A	0	A	1	1	1	1	A	1	1	0	1	1	1	1	1

Caracter	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Taxa																													
<i>Poebrotherium</i>	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	0	0	?	0	0	?
<i>Pleiolama</i>	?	?	?	0	0	0	0	0	A	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Procamelus</i>	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?
<i>Protolabis</i>	?	?	?	0	0	0	0	0	A	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>P. weddellii</i>	1	?	?	?	?	?	?	1	1	A	?	1	1	1	?	0	?	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1
<i>P. major</i>	1	?	?	?	?	?	?	1	1	A	A	1	1	1	?	0	?	1	1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1
<i>H. paradoxa</i>	?	A	1	?	?	0	?	1	1	0	A	0	1	1	?	A	0	A	0	1	?	0	1	0	0	?	1	0	1
<i>E. parallelus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>L. guanicoe</i>	1	?	1	?	?	0	0	1	1	A	?	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1
<i>L. glama</i>	1	A	1	0	1	0	0	1	1	A	A	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1
<i>L. castelnaudi</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	1	A	?	?	?	?	?	1	0	?	?	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1
<i>V. vicugna</i>	1	A	1	?	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	?	1	0	1
<i>V. provicugna</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	1	?	1	1	?	?	?	?	0	0	1	0	0	?	?	0	1
<i>V. pacos</i>	1	A	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	1	?	?	?	0	0	0	0	1	?	?	0	?	?	?